

SÉRIE A N° 2787

N° D'ORDRE

3659

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ALEXANDRE BOURNIER

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA PARTHÉNOGÈSE DES
THYSANOPTÈRES ET DE SA CYTOLOGIE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 14 février 1955 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ, *Président.*

TEISSIER

M^{lles} COUSIN

TUZET

} *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

—
1956

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Le Doryphore de la Pomme de terre (*Leptinotarsa decemlineata* Say)
Biologie, Ethologie, Ecologie, Embryologie.

Vu et approuvé :

Paris, le 9 février 1955.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
J. PÉRÈS

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
JEAN SARRAILH

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Nom du candidat : **BOURNIER.**

Prénom : **(Alexandre).**

Date de la soutenance : 14 Février 1955.

Numéro d'ordre : Série A, 2787 — N° 3659.

BOURNIER (Alexandre).

— Contribution à l'étude de la Parthénogenèse des Thysanoptères et de sa cytologie. — *Paris*, Arch. de Zool. exp. et gén., 1956. In-8°, 100 p., 2 pl., 21 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1955. Sér. A, n° 2787. N° 3659.

BOURNIER (Alexandre).

— Contribution à l'étude de la Parthénogenèse des Thysanoptères et de sa cytologie. — *Paris*, Arch. de Zool. exp. et gén., 1956. In-8°, 100 p., 2 pl., 21 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1955. Sér. A, n° 2787. N° 3659.

BOURNIER (Alexandre).

— Contribution à l'étude de la Parthénogenèse des Thysanoptères et de sa cytologie. — *Paris*, Arch. de Zool. exp. et gén., 1956. In-8°, 100 p., 2 pl., 21 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1955. Sér. A, n° 2787. N° 3659.

BOURNIER (Alexandre).

— Contribution à l'étude de la Parthénogenèse des Thysanoptères et de sa cytologie. — *Paris*, Arch. de Zool. exp. et gén., 1956. In-8°, 100 p., 2 pl., 21 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1955. Sér. A, n° 2787. N° 3659.

SÉRIE A N° 2787

N° D'ORDRE

3659

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ALEXANDRE BOURNIER

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA PARTHÉNOGÈSE DES
THYSANOPTÈRES ET DE SA CYTOLOGIE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 14 février 1955 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ, *Président.*

TEISSIER

M^{lles} COUSIN

TUZET

} *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1956

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA.....	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	LAPORTE.....	T Physique générale et Radio-activité.
E. DARMOIS	T Enseignement de Physique.	JANET	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Robert LÉVY	T Physiologie comparée.	PETIT.....	T Biologie maritime.
FOCH.....	T Mécanique physique et expérimentale.	QUENEY.....	T Météorologie et dynamique atmosphérique.
PAUTHENIER.....	T Électrotechnique générale.	GALLIEN	T Embryologie.
DE BROGLIE.....	T Théories physiques.	EICHHORN	T Biologie végétale (P. C. B.).
JOB	T Chimie générale.	DE CUGNAC.....	T Biologie végétale (P. C. B.).
PRENANT.....	T Anatomie et Histologie comparées.	M ^{lle} CAUCHOIS.....	T Chimie-Physique.
GARNIER	T Géométrie supérieure.	THELLIER	T Physique du Globe.
PÉRÈS	T Mécanique des fluides et applications.	AUDUBERT	T Électrochimie.
LAUGIER.....	T Physiologie générale.	L'HÉRITIER.....	T Génétique.
M. CURIE.....	T Physique (P. C. B.).	GRIVET	T Radio-Électricité.
BARRABÉ	T Géologie structurale et géologie appliquée.	PONCIN	T Mécanique des fluides.
G. DARMOIS.....	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	THIRY	T Mécanique appliquée.
Jacques BOURCART ..	T Géographie physique et Géologie dynamique.	DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.
M ^{me} JOLIO-CURIE..	T Physique nucléaire et Radio-activité.	QUELET	T Chimie organique.
PLANTEFOL	T Botanique.	CAGNIARD	T Géophysique appliquée.
CABANNES	T Recherches physiques.	CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.
GRASSÉ	T Évolution des êtres organisés.	CUVILLIER.....	T Géologie structurale et Géologie appliquée.
PRÉVOST.....	T Chimie organique.	JUNG.....	T Pétrographie.
BOULIGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	TRILLAT.....	T Chimie-Physique.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	WIEMANN.....	T Chimie (M. P. C.).
WYART	T Minéralogie.	JACQUINOT	T Spectroscopie et physique céleste.
TEISSIER.....	T Zoologie.	VASSY	Physique de l'atmosphère.
MANGENOT	T Biologie végétale.	DESTOUCHES.....	Théories physiques.
P. AUGER	T Physique quantique et relativité.	M. PUVOST.....	T Géologie.
MONNIER.....	T Physiologie générale.	AMIEL	T Chimie (P. C. B.).
PIVETEAU.....	T Géologie.	HOCART	T Minéralogie.
ROCARD.....	T Physique (E. N. S.).	J.-P. MATHIEU.....	T Physique (P. C. B.).
H. CARTAN.....	T Mathématiques (E. N. S.).	COUTEAUX.....	Biologie animale (P. C. B.).
LAFFITTE.....	T Chimie générale.	MAY	Biologie animale (P. C. B.).
FAVARD	T Mécanique générale.	CHOQUET.....	T Calcul différentiel et intégral.
COULOMB.....	T Physique du Globe.	FELDMANN.....	Biologie (P. C. B.).
M ^{lle} COUSIN.....	T Biologie animale (P. C. B.).	GUINIER.....	T Physique (P. C. B.).
CHRÉTIEN.....	T Chimie minérale.	JOST.....	T Biologie (P. C. B.).
P. DRACH.....	T Zoologie.	FORTET	Calcul des probabilités.
KASTLER	T Physique.	SCHWARTZ	T Méthode mathématique de la Physique.
EPHRUSSI.....	T Génétique.	CHOUARD.....	T Physiologie végétale.
WURMSER.....	T Biologie physico-chimique.	MALAVARD	T Aviation.
RIVIÈRE	T Géologie (S. P. C. N.).	BRELOT	T Calcul différentiel.
GAUTHERET.....	T Biologie Végétale	NORMANT.....	T Chimie (P. C. B.).
LUCAS	T Physique.	BÉNARD	Chimie (P. C. B.).
A. THOMAS	T Biologie Cellulaire.	BUVAT	Botanique (E. N. S.).
ARNULF	T Optique appliquée.	DUGUE.....	Statistique mathématique.
Max MORAND.....	Physique.	GELOSO.....	Chimie (P. C. B.).
SOLEILLET.....	T Physique.	SOULATRAO.....	Psychophysiologie.
FORTIER	T Mécanique expérimentale des fluides.	ULRICH.....	Physiologie végétale.
DANJON.....	T Astronomie.	MARÉCHAL.....	Optique théorique et appliquée.
FROMAGEOT.....	T Chimie Biologique.	KIRRMANN.....	T Théories chimiques.
		CHADEFAUD.....	Botanique.
		DESTRIAU.....	Physique (M. P. C.)
		M ^{lle} LE BRETON.....	Physiologie générale.
		SALEM.....	Mathématiques générales.

Secrétaire général..... Ch. MONIER.



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE DES THYSANOPTERES ET DE SA CYTOLOGIE

PAR

ALEXANDRE BOURNIER

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	221
INTRODUCTION	223

PREMIÈRE PARTIE. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1. MATÉRIEL	228
2. TECHNIQUES	229
A. — Technique d'élevage.....	229
B. — Technique cytologique.....	232

DEUXIÈME PARTIE. — PARTHÉNOGÉNÈSE THÉLYTOQUE CONSTANTE

Chapitre I. — OVOGÉNÈSE D' <i>Heliothrips haemorrhoidalis</i>	235
A. — Historique	235
B. — Les organes génitaux femelle.....	237
C. — Évolution des ovocytes I dans l'ovaire de la nymphe : le petit accroissement.....	239
D. — La maturation chez l'adulte.....	240
1. — Le grand accroissement : a) formation du vitellus, p. 240. — b) évolution du noyau : acides nucléiques et accroissement, p. 242.	245
2. — Les mitoses de maturation.....	245
3. — La régulation.....	247
4. — La segmentation.....	248
Chapitre II. — L'ŒUF ET LA PONTE.....	249
Conclusions.....	252

TROISIÈME PARTIE. — PARTHÉNOGÉNÈSE ARRHÉNOTOQUE

Chapitre III. — <i>Neoheegeria verbasci</i> OSB.....	253
A. — Description du pygidium des nymphes I et II.....	254
B. — Spermatogénèse : 1. Appareil génital mâle, p. 256. — 2. Les phénomènes de maturation, p. 257. — 3. Le spermatozoïde, p. 260.	

C. — Ovogenèse	262
D. — Remarques sur la biologie de <i>Neoheegeria verbasci</i> : a) Inaptitude au vol, p. 265. — b) Extension de l'aire de répartition, p. 266.	
Conclusions	267
Chapitre IV. — <i>Teniothrips simplex</i> MOR.	268
A. — Historique	268
B. — Étude systématique et biologique	269
C. — Spermatogenèse : 1. Appareil génital mâle, p. 271. — 2. Spermatogenèse, p. 272. — 3. Spermatophore, p. 275.	
D. — Ovogenèse	277
Conclusions	279
Chapitre V. — <i>Limothrips denticornis</i> HAL.	280
A. — Biologie	280
B. — Nombre annuel de générations.	282
C. — Accouplement précoce des femelles.	283
D. — Spermatogenèse	287
E. — Ovogenèse	289
Conclusions	292
QUATRIÈME PARTIE. — REMARQUES SUR LA BIOLOGIE ET L'ANATOMIE INTERNE D'AUTRES ESPÈCES DE THYSANOPTÈRES	
Chapitre VI. — <i>Toeniothrips inconsequens</i> UZEL	293
A. — Biologie	293
B. — Existence des mâles	296
C. — Ovogenèse	296
Conclusions	299
Chapitre VII. — <i>Sericothrips staphilinus</i> variété <i>bicornis</i> KARNY.	299
A. — Réceptacle séminal et spermatophore	300
B. — Appareil génital mâle.	301
C. — Ovogenèse	303
Conclusions	303
Chapitre VIII. — <i>Haplothrips tritici</i> KURDJ.	304
Existence des mâles	304
CINQUIÈME PARTIE. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES	
A. — Disjonction précoce des bivalents au cours de l'ovogenèse.	305
B. — Cycle chromosomique des espèces arrhénotoques.	307
C. — Cas des mâles résiduels des espèces à parthénogenèse thélytoque constante.	310
D. — Fréquence de la parthénogenèse chez les Thysanoptères.	311
E. — Nombre chromosomien de base	312
AUTEURS CITÉS	313
EXPLICATION DES PLANCHES.	318

AVANT-PROPOS

En février 1950, Monsieur le Professeur GRASSÉ me conseilla d'étudier la biologie des Thysanoptères. Tout d'abord cette tâche me parut hérissée de difficultés. Après cinq années de travail, je dois avouer que je m'étais bien trompé : si l'étude des Thysanoptères n'est pas aussi facile que celle d'autres groupes, elle m'a déjà donné quelque satisfaction et sera certainement longtemps encore un sujet de recherches fructueuses.

A Monsieur le Professeur GRASSÉ, membre de l'Institut, qui a bien voulu s'intéresser à mon effort et en juger les résultats avec indulgence j'exprime toute ma respectueuse gratitude.

Je n'aurais peut-être pas eu assez de ténacité pour poursuivre un travail dont les débuts ont été décevants. Mademoiselle le Professeur TUZET, dont je suis l'élève, m'a aidé à surmonter ces premiers obstacles, elle a conduit mes recherches cytologiques me faisant profiter de sa grande érudition scientifique. Il est pour moi bien agréable de lui dire ma profonde reconnaissance et mon entier dévouement.

Plus de cinq cents espèces de Thysanoptères ont été signalées en Europe, les cinq sixièmes de ce nombre doivent se trouver en France. Pour éviter de confondre les espèces et de créer des biologies composites, la première année a été consacrée à l'étude de l'étalement, du montage et de la détermination du matériel. C'est Monsieur le Professeur DELMAS qui m'a formé à cette discipline. Il a mis à ma portée sa longue expérience d'entomologiste et m'a appris à connaître et à aimer l'Insecte. Il m'a prodigué les encouragements, mais aussi m'a habitué à appliquer aux résultats acquis une critique rigoureuse. Je suis très heureux de pouvoir enfin le remercier de tout ce qu'il a fait pour moi.

J'apprécie très vivement l'honneur que m'ont fait Monsieur le Professeur TEISSIER et Mademoiselle le professeur COUSIN en acceptant de faire partie de mon Jury de thèse et je les en remercie de tout cœur.

Monsieur le Professeur FAGE, membre de l'Institut, et Monsieur le

Professeur PETIT ont eu la bonté d'admettre la publication de cette thèse dans les *Archives de Zoologie expérimentale*, je leur exprime ma respectueuse gratitude.

J'ai une grande dette de reconnaissance envers Monsieur BUCHET, Inspecteur Général de l'Agriculture. Directeur de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier. Il m'a toujours aidé à résoudre les difficultés matérielles et morales que j'ai rencontrées et il m'a permis de travailler dans un climat de compréhension créé par sa paternelle sollicitude.

Je désire rendre hommage ici à Monsieur SUIRE, Chef de Travaux d'Entomologie, dont la discrète bienveillance m'a permis de consacrer plus de temps à mon étude et qui m'a toujours guidé par ses conseils amicaux.

Je remercie également l'Institut National de la Recherche Agronomique qui a mis à ma disposition une partie du matériel que j'ai utilisé pour réaliser le présent travail.

*Laboratoire de Zoologie
de l'École Nationale d'Agriculture
de Montpellier.*

INTRODUCTION

En raison de leur petite taille et des difficultés que présentent leur élevage et leur détermination, les Thysanoptères constituent un des ordres d'Insectes les moins connus. Quelques auteurs ont cependant donné des monographies de ce groupe ; parmi les plus complètes citons celles de : UZEL 1895, HINDS 1903, PRIESNER 1928. Tout récemment, PESSON 1951 (in Traité de Zoologie de P. P. GRASSÉ) a donné une excellente mise au point des connaissances actuelles sur cet ordre.

Ces minuscules insectes ont une longueur qui varie entre 0,7 mm et 2,6 mm pour les espèces françaises. Il n'y a guère que le petit groupe des *Megathripidae*, les géants de l'ordre, qui ont des représentants dont la taille atteint presque 5 mm avec le genre *Caudothrips*.

Les pièces buccales sont vulnérantes : mandibules et maxilles sont de fins stylets qui, chez les espèces phytophages, percent les parois des cellules épidermiques du végétal. Le cône buccal, constitué par le labre et le labium, forme un appareil suceur qui sert à aspirer le contenu de ces cellules. Une des caractéristiques de l'ordre est la dissymétrie de ces pièces buccales. Le stylet mandibulaire droit est très réduit et souvent absent.

La tête porte deux yeux composés et, sauf chez les espèces aptères, trois ocelles (fig. I, 6). Les antennes moniliformes comprennent de 6 à 9 articles qui portent de nombreuses soies et des organes sensoriels (fig. I, 7 et 8). Le thorax porte quatre ailes membraneuses à nervation réduite ou même absente pour le sous-ordre des *Tubulifera*. Une frange de soies longues et nombreuses borde ces ailes qui, au repos, sont rabattues à plat sur les tergites abdominaux. Certaines espèces sont brachyptères, d'autres aptères. Les pattes présentent des tarses de 1 ou 2 articles (fig. II). L'ancien nom de *Physapoda* avait été donné en raison de la vésicule exsertile terminant ce tarse. En outre, deux ongles, bien distincts chez les larves, sont rudimentaires ou nuls chez l'adulte. Ces insectes mar-

chent ou courent avec plus ou moins de rapidité. Quelques-uns sautent par détente de l'abdomen. Certaines espèces volent très aisément, d'autres au contraire, pourvues d'ailes morphologiquement semblables, paraissent ne voler qu'en de très rares occasions, peut-être même pas du tout.

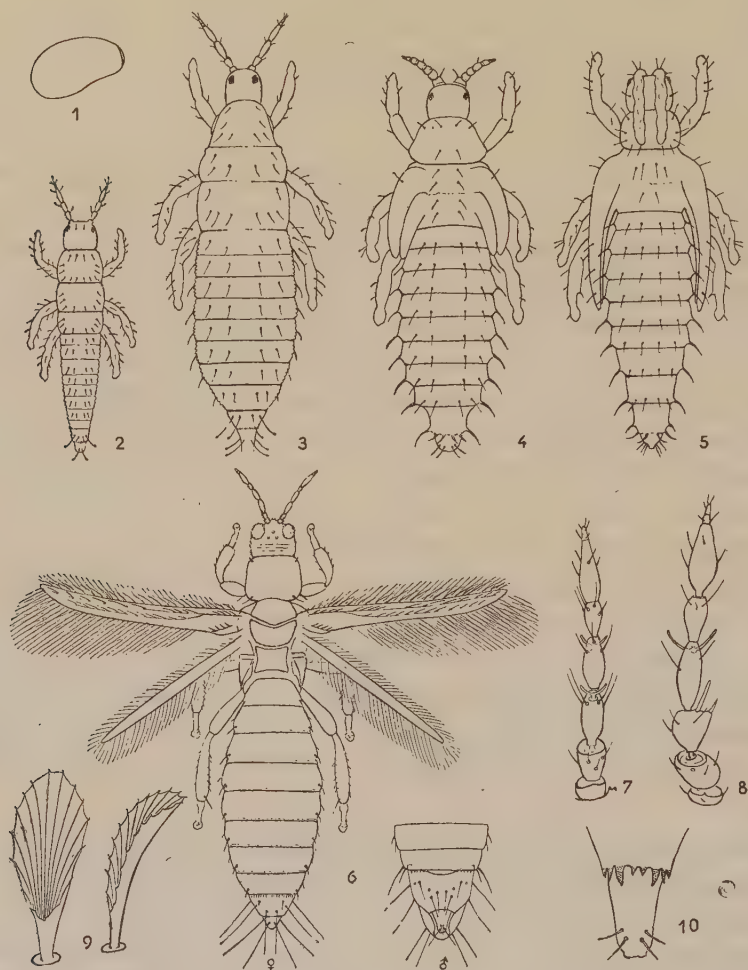


FIG. I. — A. *Taeniothrips simplex*. — 1. Œuf; — 2. Larve 1^{er} stade; — 3. Larve 2^e stade; — 4. Pronympe ♀ — 5. Nympe; — 6. Adulte (femelle et pygidium du mâle); — 7. Antenne.

B. *Limothrips denticornis*, 8, antenne.

C. *Sericothrips staphilinus*, 9. Soies en palettes chez la larve.

D. *Taeniothrips inconsequens*; 10. Pygidium de la larve.

L'abdomen est formé de 11 segments. Dans le sous ordre des *Tubulifera* le dixième segment est allongé en forme de tube tandis que chez les

Térébrants il est très court ; dans ce cas, les 8^e et 9^e sternites portent chacun une paire de gonapophyses dont la réunion forme un oviscapte. A l'aide de leur tarière les Térébrants insèrent leurs œufs sous les épidermes végétaux.

Le développement post-embryonnaire est du type hétérométabole. Il présente deux stades larvaires caractérisés par un développement rapide, conséquence d'une voracité remarquable. Viennent ensuite un stade *pronympe* (prépupe) et un seul stade *nympe* (pupe) chez les Térébrants, deux chez les Tubulifères. Ces formes sont moins mobiles que les formes larvaires, ne se nourrissent pas, et présentent, chez les espèces ailées, des fourreaux alaires nets. TAKAHASHI a appelé un tel développement : *remétabolie*.

La reproduction parthénogénitique est fréquente chez les Thysanoptères.

LA PARTHÉNOGÉNÈSE DES THYSANOPTÈRES.

Dès 1852 HEEGER constatant à Vienne l'extrême rareté des mâles de *Parthenothrips dracaenae* est à l'origine des études sur la reproduction parthénogénétique des Thysanoptères.

En 1888 JORDAN confirme les vues de HEEGER, par des élevages de cette même espèce. Depuis, d'autres auteurs, tant par l'examen de la proportion des sexes dans la nature que par des élevages au laboratoire, ont décelé de la parthénogénèse chez d'autres espèces. A ce sujet, d'ailleurs, une remarque s'impose : on ne peut considérer une espèce comme se reproduisant par parthénogénèse thélytoque constante parce que le mâle n'est pas décrit. UZEL, 1895, fait une liste d'espèces à mâle inconnu ; en 1928 PRIESNER dans sa monographie « Die Thysanopteren Europas » parle de certains de ces mâles. Actuellement, des mâles inconnus en 1928, tel celui d'*Haplothrips tritici*, sont décrits et ont été capturés en nombre important. Ceci tient au fait que, surtout pour les espèces présentant une seule génération par an, les mâles n'apparaissent souvent que pendant une très courte période et, de plus, ont parfois une éthologie différente de celle des femelles. Il est donc très possible, lorsqu'on chasse, de capturer de nombreuses femelles d'une espèce mais aucun des mâles correspondants.

PARTHÉNOGÈSE THÉLYTOQUE.

Des élevages avaient permis de déceler de la parthénogenèse de ce type chez certaines espèces : *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché, *Anaphothrips striatus* Gmelin, *Parthenothrips dracaenae* Heeger, *Aptinothrips rufus* Gmelin etc... Seuls POMEYROL, 1928, et M^{me} PUSSARD RADULESCO, 1931, avaient étudié l'ovogenèse d'une espèce thélytoque mais n'avaient pas vu au delà de la métaphase de la première mitose de maturation. J'ai pu suivre en détail le processus de cette ovogenèse et observer la régulation dans l'œuf pondu.

PARTHÉNOGÈSE ARRHÉNOTOQUE.

SHULL (1914-1917) avait montré par des élevages que les œufs non fécondés de *Neoheegeria verbasci* donnent naissance à des mâles. Il signalait aussi de la parthénogenèse arrhénotoque chez *Chirothrips manicatus*. M^{me} PUSSARD RADULESCO en soupçonne chez *Limothrips denticornis*. On ne possédait aucun renseignement cytologique sur cette parthénogenèse. Après avoir refait les élevages de SHULL, j'ai pu décrire la spermatogenèse aberrante des mâles de *Neoheegeria verbasci* et de *Toeniothrips simplex* Morison.

En outre, j'ai pu voir que la spermatogenèse de *Limothrips denticornis* Hal. est aberrante et semblable aux deux précédentes, d'où la presque certitude que cette espèce est, elle aussi, arrhénotoque.

Aptinothrips rufus Gmelin et *Parthenothrips dracaenae* Heeger ont aussi attiré mon attention.

Chez la première, M^{me} PUSSARD-RADULESCO, à Saint-Genis Laval, avait démontré, par ses élevages, qu'il était probable qu'une race à parthénogenèse thélytoque existât à côté d'une race bisexuée. Il était tentant d'en faire la cytologie. Malheureusement, dans le Midi de la France, quatre espèces d'*Aptinothrips* qui fréquentent le même biotope ne se distinguent l'une de l'autre que par des caractères impossibles à discerner, même avec un fort grossissement, sous la loupe binoculaire (forme du 2^e article antennaire par exemple). De ce fait, la détermination du matériel destiné aux élevages ou à la cytologie est une opération qui risque trop d'être entachée d'erreurs. Je réserve donc cette étude pour le jour où j'aurai trouvé des méthodes de détermination plus commodes.

Chez *Parthenothrips dracaenae*, le même auteur signale la possibilité d'existence d'une race à parthénogenèse thélytoque, d'une race bisexuée et d'une race faisant la transition entre les deux premières. D'autres entomologistes, JORDAN par exemple, avaient cru trouver, chez cette espèce, de la parthénogenèse cyclique. Il aurait été très intéressant de l'étudier mais il m'a été impossible de m'en procurer un seul exemplaire. En effet, c'est une espèce de pays chauds qui, dans notre pays, ne vit guère que dans les serres. Depuis l'apparition des insecticides de synthèse, ce Thrips n'existe plus dans celles de Montpellier. J'ai essayé de me le procurer ailleurs mais toujours sans succès.

Dans le but de rechercher le nombre de base chromosomien relatif à l'ordre des Thysanoptères, j'ai compté les chromosomes dans les ovocytes des espèces que j'ai déjà citées ainsi que dans celles dont les noms suivent :

— *Haplothrips tritici* Kurdj, espèce pour laquelle j'ai trouvé jusqu'à 20 % de mâles. Ceux-ci étaient considérés comme très rares.

— *Toeniothrips inconsequens* Uzel dont les femelles sont fécondées dans la proportion de 30 %. Alors que jusqu'ici les mâles étaient réputés rarissimes.

— *Sericothrips staphilinus* v. *bicornis* Karny où j'ai décrit des spermatophores dans le réceptacle séminal de la femelle.

Pour toutes ces espèces j'ai entrepris des élevages au cours desquels j'ai fait de nombreuses remarques biologiques que j'ai rapportées ici. Mais le taux élevé de mortalité pendant l'hibernation de ces trois dernières espèces, qui n'ont qu'une génération par an, m'a empêché de terminer mes élevages. J'espère cependant les mener à bien et pouvoir compléter plus tard les présents résultats ¹.

1. Peu après la rédaction du présent travail, j'ai pu mettre en évidence la reproduction par parthénogenèse arrhénotoque de *Liothrips oleae* Costa. La spermatogenèse est aberrante et semblable à celle que je décris ici chez *Neoheegeria Verbasci* Osborn.

PREMIÈRE PARTIE
MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1. — MATÉRIEL

Qu'on les étudie du point de vue systématique, biologique ou cytologique, à cause de leur petite taille, les Thysanoptères ne constituent pas un matériel commode. D'autre part, ce groupe est très homogène et,

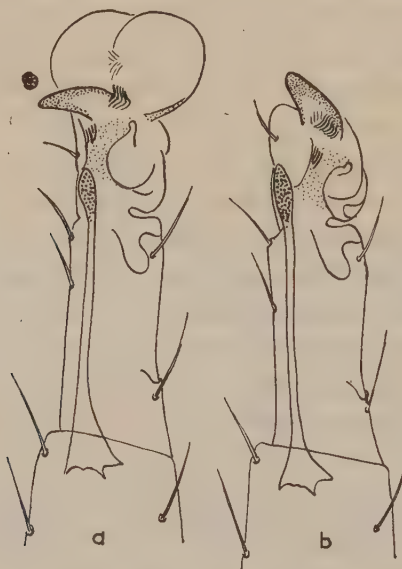


FIG. II. — *Tæniothrips inconsequens* : Tarse antérieur droit ; a) vésicule exsertile en extension.

sauf de rares exceptions, il n'est pas possible d'identifier une espèce sur le terrain. Une détermination précise ne peut être faite que sur un insecte monté au baume et dont on a préalablement étalé les pattes et les ailes. Le systématique utilise alors des caractères tels que ceux-ci : nombre et disposition des soies alaires (fig. I, 6), nombre et dimension des articles

antennaires (fig. I, 7 et 8), longueur des soies des derniers segments abdominaux, etc... Il était donc indispensable de choisir pour une étude cytologique des espèces caractérisées par des formes qu'on puisse distinguer sous la lampe binoculaire : c'est le cas, par exemple, de *Toeniothrips inconsequens* qui, seul, présente un crochet très visible aux tarsi antérieurs (fig. II, a et b). Pour *Limothrips denticornis* la forme du troisième article antennaire permet de différencier l'adulte de toutes les autres espèces de *Thripidae* (fig. I, 8).

D'autres Thysanoptères, strictement inféodés à un végétal, y pullulent et se distinguent facilement des espèces vivant sur la même plante : c'est le cas de *Toeniothrips simplex*. Enfin, pour les larves, j'ai réussi à trouver des caractères décelables sans montage : soies en palettes de la larve de *Sericothrips staphilinus* (fig. I, 9), dents chitineuses du 9^e segment abdominal de *Toeniothrips inconsequens* (fig. I, 10).

2. — TECHNIQUES

A. — Technique d'élevage.

L'étude de la reproduction parthénogénétique ne peut se faire sans de nombreux élevages. Ce qui les rend difficiles, dans le cas des Thysanoptères, c'est évidemment la très petite taille des animaux. En effet, les adultes de ceux que j'ai étudiés ont des longueurs qui varient de 0,9 mm à 1,6 mm suivant le sexe et les espèces. Quant aux larves du 1^{er} stade, elles dépassent rarement 0,4 mm et traversent facilement les toiles métalliques et les soies à bluter les plus fines. D'autre part, lorsqu'une larve meurt, elle se dessèche rapidement et, même à la loupe binoculaire, il est très difficile de la retrouver. On est rarement sûr qu'elle ne se soit pas échappée. Autre difficulté, il faut surveiller de très près le degré hygrométrique auquel s'effectue l'élevage : s'il est trop faible, les insectes meurent par dessiccation, s'il est trop élevé et qu'il y ait de la condensation, ils se noient dans les gouttelettes ainsi formées. La seule façon de résoudre ce problème est de laisser les animaux sur un végétal qui, vivant normalement en pot, reproduit exactement les conditions naturelles. Dans ce cas, on a seulement à lutter contre la condensation provenant de la transpiration dans un milieu trop confiné. J'ai donc fait tous mes élevages sur de jeunes plantes cultivées en pots.

L'œuf de *Neoheegeria verbasci*, comme d'ailleurs celui de tous les Tubulifères, n'est pas inséré dans le parenchyme foliaire, il est pondu dans le tomentum des feuilles de *Verbascum*. Une période de 12 jours s'écoule entre le moment de la ponte et l'éclosion des jeunes larves. Il est difficile de faire passer un œuf pondu d'une feuille sur l'autre car il est collé aux poils du végétal. Il est encore plus malaisé de conserver pendant 12 jours une feuille de *Verbascum* détachée de la plante sans qu'elle se fane. Il faut donc que la femelle ponde sur la feuille où se fera l'élevage. Un *Verbascum* est semé en pot et cultivé dans une serre désinsectisée. Les nymphes vierges qui donneront les femelles vierges sont isolées en coiffant la plante hôte d'un verre de « lampe tempête ». Ce verre de lampe est légèrement enfoncé en terre à la base. L'ouverture supérieure est obstruée, non par un tissu très fin, dans lequel les larves finissent toujours par s'insinuer ou se dissimuler, mais par une feuille de cellophane mince. La cellophane est en effet assez perméable à l'air et à la vapeur d'eau et ni le végétal ni ses hôtes n'ont paru incommodés.

La plus grosse difficulté consiste à reconnaître le sexe des animaux mis en élevage sans les blesser. En effet, tandis qu'on distingue très facilement sous la loupe binoculaire, un mâle de Térébrant d'une femelle de la même espèce, à la forme des derniers segments thoraciques, il n'en est pas de même pour les Tubulifères. Dans cet ordre, mâles et femelles ont la même silhouette. En préparation, on identifie les femelles au fait qu'elles ont, dans l'axe du 9^e segment abdominal, un minuscule bâton de chitine, mais celui-ci n'est visible que par transparence. Or, *Neoheegeria verbasci* est une espèce très fortement pigmentée et peu transparente. On ne peut déterminer le sexe avec certitude que par l'examen des plaques des derniers sternites abdominaux. J'ai dû opérer de la façon suivante : sur un porte-objet ordinaire, je fais couler une goutte de paraffine assez chaude de façon à ce qu'elle s'étale bien. Avant que la paraffine soit complètement refroidie, je l'écrase à l'aide d'une surface convexe, un fond de verre de montre, par exemple. De cette façon j'obtiens une calotte concave de 0.15 mm de flèche environ.

L'animal à examiner est posé sur une lamelle où il adhère par les vésicules exsertiles de ses tarses. Celle-ci est vivement rabattue sur la concavité de la paraffine. L'animal est immobilisé et l'on peut examiner à loisir les derniers sternites abdominaux. Cet examen permet de déterminer le sexe d'une façon certaine.

Neoheegeria verbasci est, comme je le montrerai plus loin, une espèce

qui ne vole pratiquement pas. Toutes ces manipulations peuvent donc être faites à l'aide d'un pinceau très fin, ou mieux d'une spatule constituée par un fil de nylon de 80/100 de millimètre écrasé par un coup de marteau. Cette spatule étant fixée dans un petit mandrin, porte-outil, semblable à ceux utilisés par les horlogers. Ces deux instruments sont plus commodes que l'aspirateur que je réserve pour les espèces qui volent facilement.

Le procédé des plantes en pots a été appliqué à toutes les espèces étudiées : il m'a suffi d'effectuer chaque fois un semis de la plante hôte :

<i>Viburnum tinus</i>	pour <i>Heliothrips haemorrhoidalis</i>
Orge	pour <i>Limothrips denticornis</i>
Blé	pour <i>Haplothrips tritici</i>
Pois	pour <i>Sericothrips staphilinus</i>
<i>Prunus</i>	pour <i>Toeniothrips inconsequens</i>
Glaieul	pour <i>Toeniothrips simplex</i> .

Toutefois, pour cette dernière espèce, l'élevage sur bulbe pendant l'hiver est encore le plus commode puisqu'on peut le faire en étuve non éclairée et, qu'à 25°, en 12 jours, on obtient une génération.

L'élevage des espèces qui ont une diapause dans le sol est le plus difficile. Il est alors impossible de se borner pour tout le cycle à un élevage en pot, car on ne peut plus retrouver les larves dans la terre. J'ai essayé vainement de nombreux procédés : ou je perdais les insectes, ou bien ils mouraient (je pense d'ailleurs que dans la nature existe une forte mortalité au moment où les insectes sont dans le sol).

Pour élever ces Thysanoptères, je me suis finalement arrêté à la méthode suivante : je tamise finement de la terre assez légère que j'humidifie ensuite. Dans des tubes de bactériologie L¹ (les plus poreux) je mets 1 cm³ environ de cette terre non tassée, j'introduis la larve, je bouche à la moelle de sureau et je cache à la paraffine. Je groupe ces tubes dans un cylindre en toile métallique forte que j'enterre à 30 cm. Les larves trouvent ainsi les trois choses qu'elles cherchent à cette profondeur : de faibles variations de température, une humidité voisine de la saturation et la satisfaction de leur thigmotactisme dans la terre que contient le tube. Les tubes L¹ étant chers, je les ai remplacés dans certains cas, par un matériel bien meilleur marché : les pipes en terre cuite qu'on trouve dans les tirs forains. Je ne conserve alors que le foyer et j'obture le trou

du tuyau par une goutte de paraffine. Je bouche avec une rondelle de rhodoïd assez épais que je lute aussi à la paraffine.

B. — Technique pour l'étude cytologique.

Pour les frottis de testicules destinés à l'étude de la spermatogenèse, j'ai opéré sur des lamelles. Ce procédé m'a permis d'écraser complètement les testicules entre deux lamelles et d'obtenir du même coup deux frottis.

Sous la loupe binoculaire je dissèque rapidement la masse testiculaire que j'écrase aussitôt entre deux lamelles 22×32 . Sans les desserrer, je plonge immédiatement ces lamelles dans le fixateur. Ces deux opérations doivent évidemment être effectuées aussi rapidement que possible afin d'éviter la dessiccation qui rendrait les frottis inutilisables.

Pour la dissection des testicules un micro-scalpel commode peut être constitué par un petit porte-outil dans lequel on fixe un équarrisseur d'horloger. Cet équarrisseur en acier doux peut être facilement aplati à son extrémité, affuté sur une pierre à rectifier, puis sur la pierre à huile et trempé enfin au bleu.

Le lavage à l'eau courante des lamelles, surtout après fixation au Flemming, est une opération assez longue — 12 heures au moins — et très importante.

Pour l'étude de la morphologie générale des spermatozoïdes, j'ai fixé au Bouin Duboscq et coloré au glychémalum-éosine ; j'ai aussi utilisé le Flemming avec coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.

La réaction de Feulgen m'a permis l'étude de la chromatine formant la tête du spermatozoïde, la coloration à la fuchsine acide d'Althmann celle des mitochondries et du segment intermédiaire mitochondrial des spermies.

L'étude des ovaires et de l'ovogenèse a dû être faite sur coupes. Il n'est guère possible, vu la petite taille des individus, d'effectuer une dissection d'ovaires afin de les inclure et de les couper. J'ai donc opéré avec des animaux entiers, l'orientation en était ainsi rendue plus facile. Cependant, la chitine de certaines espèces est très difficilement perméable à certains fixateurs, Flemming sans acide acétique en particulier, qui est peu pénétrant. J'ai dû pour ces espèces choisir d'autres fixateurs : Bouin-Duboscq et Petrunkevitch.

J'ai été longtemps arrêté par la mauvaise tenue des œufs mûrs,

riches en vitellus, sous la lame du microtome. Ce vitellus s'effrite et, pour les inclusions à la paraffine seule, je ne trouvais dans mes coupes aucun œuf à un stade avancé. J'ai alors obtenu d'excellents résultats avec l'inclusion mixte collodion-paraffine. Après fixation et déshydratation, le matériel est passé dans une solution à 1 % de collodion dans le benzoate de méthyle ; durée du bain 3 jours, puis inclusion normale à la paraffine à 55°. La seule précaution à observer est la suivante : effectuer les coupes à une température comprise entre 15° et 18° ; au-dessous, le toenia se fait mal, au-dessus la paraffine s'écrase légèrement mais la coupe, rendue rigide par le collodion, est cintrée ou même plissée et se colle mal car elle ne s'aplanit pas malgré un collage à l'albumine de Meyer suivant le formule de RUYTER :

Acétone	2 cm ³
Eau distillée	8 cm ³
Benzoate de méthyle.....	1 goutte
Albumine de Mayer.....	3 gouttes.

Une autre difficulté provient aussi de la petitesse du matériel : *Heliothrips hoemorrhoidalis* mesure 1,3 mm de longueur, *Sericothrips staphilinus* 0,9 mm, *Toeniothrips simplex* 1,5 mm. Pour la fixation, le lavage, la déshydratation et l'inclusion, le matériel est transporté d'un bain dans l'autre dans des tubes à gaz de 7 à 8 cm de long et de 8 mm de diamètre, dont le fond est tendu de mousseline très fine.

L'œuf mûr est orienté de telle façon que son plan de symétrie soit perpendiculaire à celui du corps de l'animal. J'ai pu, à la suite de cette remarque, faire assez facilement des coupes passant par le plan de symétrie des œufs. Pour atteindre ce but, une orientation rigoureuse de l'animal inclus était nécessaire. J'ai opéré de la façon suivante : le porte-objet étant fixé dans un bouchon percé, j'ai fait couler au centre de la platine des gouttes de paraffine qui, se solidifiant, ont donné un champignon d'un centimètre de hauteur environ.

Le matériel à couper est porté sur cette paraffine et orienté sous la loupe binoculaire. Pour cela, la couche supérieure de la paraffine est maintenue en fusion par une tige métallique préalablement chauffée tandis qu'à l'aide d'une palette en nylon, l'animal est manipulé jusqu'à ce qu'il soit convenablement placé. Ensuite, toujours sous la loupe binoculaire, on découpe dans le bloc les faces parallèles de façon à obtenir un ruban rectiligne. J'ai essayé de faire des blocs aussi petits que possible de façon

à avoir en une vingtaine de coupes la totalité de l'animal. Les dimensions optima du bloc semblent être 2,5 mm de côté. Les coupes de 7,5 μ d'épaisseur donnent de bons résultats, cette dimension permet d'obtenir très souvent des divisions entières sur la même coupe, même dans le cas de télophases.

Pour compléter l'étude de l'ovogenèse il a fallu effectuer aussi des coupes d'œufs pondus.

Dans les conditions optima de température et d'humidité *Heliothrips haemorrhoidalis* ne pond en moyenne qu'un seul œuf en 24 heures. Il est donc très difficile de trouver dans la nature des œufs récemment pondus, moins d'une heure après la ponte, par exemple. J'ai eu recours au procédé suivant :

J'ai fait des semis de *Viburnum tinus* à l'abri des Thrips. Une feuille de ces jeunes plantes est placée dans un petit ballon à fond plat rempli d'eau, la tige étant maintenue en place par un tampon d'ouate immergé. Sur cette feuille je dépose au pinceau une soixantaine de femelles. L'animal vole très peu et ne peut pas non plus s'échapper en marchant. J'ai observé cette feuille à la loupe binoculaire en relevant sur un plan l'emplacement des œufs pondus et l'heure de ponte. Au bout de 4 heures, les femelles sont balayées au pinceau, les œufs ainsi datés sont recueillis et fixés. Ces œufs sont détachés de la feuille avec le limbe qui les entoure. Ce morceau de limbe découpé en forme de triangle isocèle de 1 mm de côté environ, nous permettra d'orienter facilement l'œuf en nous évitant de procéder à une microinclusion à la gélose, selon la technique de CHATTON.

Pour parer à l'effritement du vitellus sous la lame du microtome j'avais auparavant essayé la méthode de dessiccation employée par FOOT et STROBELL 1919. Sous la loupe binoculaire, à l'aide d'un microscalpel, l'œuf est extrait du parenchyme et posé dans une fine gouttelette d'eau. Le chorion percé, le contenu de l'œuf s'étale dans la goutte. La fixation se fait par dessiccation. Il n'y a plus qu'à colorer. Je ne sais si cette méthode n'est pas applicable à mon matériel mais je n'ai obtenu ainsi aucun résultat satisfaisant.

DEUXIÈME PARTIE

PARTHÉNOGÈNESE THÉLYTOQUE CONSTANTE

CHAPITRE PREMIER.

OVOGÈNESE D'*HELIOTHRIPS HAEMORRHODALIS*

A. — Historique.

L'espèce qui a été l'objet du plus grand nombre d'études dans l'ordre des Thysanoptères est sans doute *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché « The greenhouse Thrips » ou Thrips des serres. Ce Thysanoptère, d'origine vraisemblablement sud-américaine, est très commun dans toute la France et particulièrement dans la région méridionale où on le rencontre pendant toute l'année dans les serres et, pendant la belle saison, sur beaucoup d'espèces végétales mais surtout sur les Lauriers-tins, *Viburnum tinus* L., où il pullule produisant une altération très caractéristique du feuillage. Les cellules épidermiques sont vidées de leur contenu et les feuilles prennent un aspect grisâtre très reconnaissable. Lorsque l'attaque est sérieuse on assiste à une défoliation complète de ces végétaux.

L'espèce a été décrite par BOUCHÉ en 1833. Plusieurs auteurs, dressant la liste des espèces de Thysanoptères à mâle inconnu, mentionnent *Heliothrips haemorrhoidalis*. D'abord UZEL en 1895, puis en Amérique HINDS en 1902, en Italie BUFFA en 1911. Plus près de nous, POMEYROL en 1928 et M^{me} PUSSARD en 1931 affirment n'avoir jamais trouvé de mâle.

Dans des chasses portant sur plusieurs milliers d'individus et dans de nombreux élevages, je n'ai non plus, jamais trouvé de mâle de cette espèce. Comme, par ailleurs, je n'ai jamais observé de femelle fécondée, on peut donc penser qu'elle se reproduit par parthénogenèse thélytoque constante.

Il faut remarquer toutefois qu'*Heliothrips haemorrhoidalis* ne devrait plus figurer sur la liste des espèces à mâle inconnu. En effet, HEEGER dès 1852 parle d'un mâle d'*Heliothrips haemorrhoidalis* mais sans donner

sa description. Ceci est remarqué par POMEYROL qui pense que l'on est peut-être en présence d'un cas de parthénogenèse géographique. Or, HEEGER ne cite pas de localité mais il parle de ce mâle dans sa Faune d'Autriche. Il est évident qu'il s'agit d'un animal d'une très grande rareté, puisque le spécialiste mondial des Thysanoptères le Dr PRIESNER, Autrichien lui-même, dit dans son ouvrage « Die Thysanopteren Europas » au sujet du mâle d'*Heliothrips haemorrhoidalis* : « mir unbekannt ».

En 1940 cependant, CRAWFORD décrit de New-York un mâle d'*Heliothrips haemorrhoidalis*. Il indique que l'animal est en tout point semblable à la femelle mais n'en diffère que par les 9^e et 10^e segments abdominaux dont il donne une description très détaillée et un dessin. Je pense qu'une telle rareté des mâles ne permet pas d'assimiler le cas d'*Heliothrips haemorrhoidalis* à de la parthénogenèse géographique.

D'ailleurs, l'observation de CRAWFORD est biologiquement incomplète. Il aurait fallu pouvoir accoupler ce mâle et en faire une étude cytologique. C'est ce que je me promets de faire si le hasard me permet d'en capturer un ou plusieurs.

A propos de l'apparition de mâles rarissimes dans des populations de *Spiloniscus provisorius*, VANDEL (1928) envisage deux hypothèses possibles :

1^o Les mâles sont produits par de rares femelles de la race bisexuée vivant parmi de nombreuses femelles parthénogénétiques.

2^o Les mâles sont accidentellement produits par les femelles parthénogénétiques à la suite d'une anomalie chromatique survenant au cours de la maturation de l'œuf. Dans ce cas l'auteur remarque que l'on doit trouver aussi des gynandromorphes, l'apparition de mâles vrais étant un cas limite. Cette deuxième hypothèse paraît se vérifier chez les Phasmides, *Carausius morosus* et *Clonopsis gallica*, tandis que VANDEL pense que la première expliquerait la présence des mâles rarissimes de *Spiloniscus provisorius* sur les bords de la Saône puisqu'on n'y trouve pas de gynandromorphes de cette espèce.

Les mâles d'*Heliothrips haemorrhoidalis* sont-ils des mâles vrais ? Ce qui précède permet de se rendre compte de l'importance d'une réponse précise à cette question.

Deux auteurs ont entrepris l'étude de l'ovogenèse d'*Heliothrips haemorrhoidalis*. En 1928, POMEYROL, après avoir passé en revue les travaux concernant la parthénogenèse des Thysanoptères, publie le résultat de ses élevages d'*Heliothrips haemorrhoidalis*. Il donne des dessins

de coupes d'ovaires de cette espèce. On aperçoit des ovocytes jeunes sans deutoplasme, puis les divers stades du grand accroissement. Malheureusement, POMEYROL n'emploie que l'hématoxyline ferrique. Il ne voit dans le noyau que des éléments qu'il ne peut identifier et il ne sait s'il est en présence de nucléoles ou de chromosomes. Un ovocyte, le plus avancé qu'il ait observé, montre peut-être des chromosomes, il n'en compte que 16. Il n'a pas vu l'évolution des ovocytes au-delà de la prophase de la première mitose de maturation et n'ayant « jamais observé non plus de synapsis », il compare cette parthénogenèse à celles que STSCHELKANOVZEW décrit chez *Aphis rosae* et V. DE BAER chez *Aphis palmarum*. Il en déduit qu'« il ne doit y avoir qu'une seule division, non réductionnelle, qu'une émission d'un seul globule polaire ».

En 1931, M^{me} PUSSARD-RADULESCO, à propos d'études cytologiques, observe aussi des coupes d'ovaires d'*Heliothrips haemorrhoidalis*. Les dessins publiés sont encore uniquement des stades précédant la première mitose de maturation. L'œuf des Thysanoptères contient, en effet, beaucoup de vitellus. Celui-ci s'effrite sous le rasoir et ce n'est qu'après une assez longue mise au point technique que j'ai pu obtenir de bonnes coupes d'œufs ayant dépassé le stade de grand accroissement.

B. — Les organes génitaux femelle d'*Heliothrips haemorrhoidalis*.

En 1898, BUFFA donne une étude anatomique de *Heliothrips haemorrhoidalis*. Ses dessins montrent huit gaines ovariques disposées en deux groupes de quatre. Chacun de ces deux groupes débouche dans un court oviducte. Ces deux oviductes confluent en un uterus unique assez étroit. Légèrement au-dessous de l'uterus, et situé dans la partie gauche de l'abdomen se trouve un réceptacle séminal qui est toujours vide et relativement petit par rapport à ceux d'autres espèces de Térébrants (*Thrips physapus* par exemple). A l'extrémité de chaque gaine ovarique est un *filum terminale* très long. Les quatre fila d'un même groupe de gaines se réunissent et viennent former un fil unique qui s'attache à une glande salivaire : la deuxième paire ou glande salivaire ronde. J'ai retrouvé dans mes coupes tous les dessins donnés par BUFFA. J'ai remarqué que, non seulement chez les femelles adultes récemment écloses, mais encore chez celles qui sortent d'hibernation, les gaines ovariques contiennent seulement des ovocytes qui sont à peine au début du stade de grand accroissement (fig. 8, pl. IV).

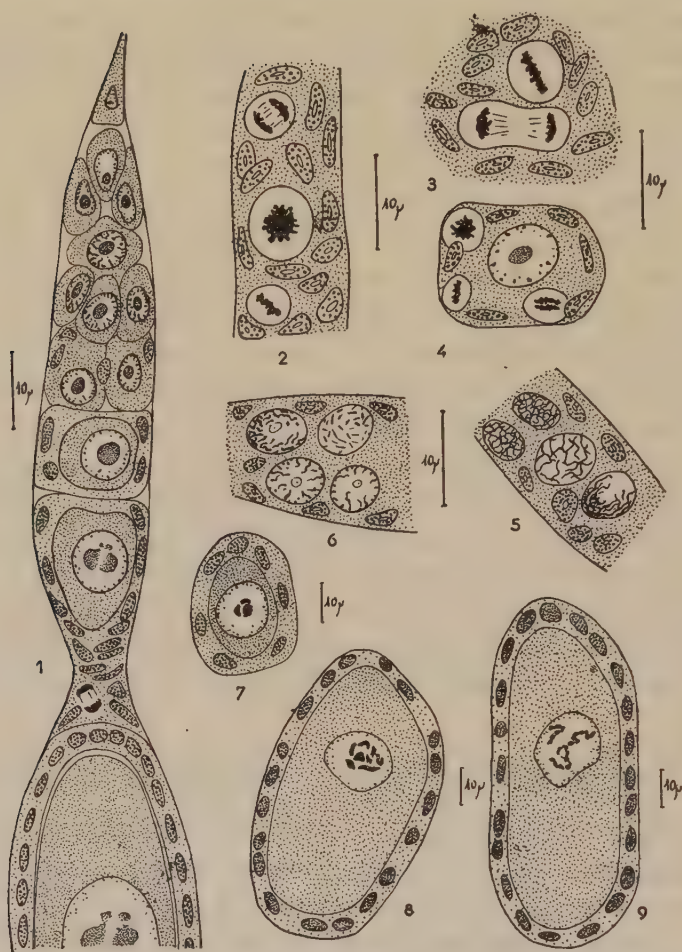


FIG. III. — Ovogenèse de *Heliothrips haemorrhoidalis*.

1. — Extrémité d'une gaine ovarique d'*Heliothrips haemorrhoidalis*. — Cellule de Verson et filum terminale. — Ovocytes I. — au stade de grand accroissement. — La chromatine des ovocytes perd peu à peu de sa colorabilité (Flemming, Feulgen).
- 2-3. — Ovaire chez la nymphe. — Mitoses ovogoniales (Bouin-Duboscq, Feulgen).
4. — Multiplication des cellules folliculaires. — Au centre ovocyte (grand accroissement) (B. D., Feulgen).
5. — Ovaire chez la larve au deuxième stade. — Leptotène = Bouquet = Pachytène (B. D., Feulgen).
6. — Ovaire chez la larve au deuxième stade. — Dislocation du bouquet, Post pachytène et diplotène (B. D., Feulgen).
- 7, 8, 9. — Ovocytes I au stade de grand accroissement. — Évolution du nucléole : 7. — Première fragmentation. — 8 = Les fragments s'allongent. — 9 = Les rubans nucléolaires se fractionnent. — Les globules vitellins n'ont pas encore paru dans le deutoplasme. (Fl. H. F.).

A la base de chaque filum on aperçoit un noyau conique en coiffe (fig. III-1) ce noyau peut être interprété comme celui de la cellule de Verson qui termine chacune des gaines.

L'ovaire est du type panoïstique. Les ovocytes sont au début disposés sans ordre au milieu des futures cellules folliculaires. Au fur et à mesure, celles-ci entourent les ovocytes qui grossissent. Je n'ai jamais trouvé d'ovogonies chez l'adulte, ceci m'a amené à faire des coupes d'ovaires de nymphes.

C. — Évolution des ovocytes I dans l'ovaire de la nymphe.

Les gaines ovariennes y sont à peine différenciées. On voit cependant, à leur extrémité distale, la cellule de Verson qui n'a pas encore pris sa forme définitive. On aperçoit mal les préparatifs de division des ovogonies et brusquement la plaque métaphasique apparaît, mais qu'elle soit vue de face ou de profil et quels que soient le fixateur et le colorant employés, il m'a été impossible de compter les chromosomes. En effet, ceux-ci sont serrés l'un contre l'autre et forment ainsi une masse qui empêche tout dénombrement (fig. III-2). L'anaphase et la télophase ovogoniales présentent elles aussi le même aspect. Les fibres fusoriales sont subparallèles pendant l'anaphase, elles deviennent divergentes, en forme de diabolos dès que commence la télophase (fig. III — 3 et 4). Dans toutes ces mitoses je n'ai jamais vu de centrosome.

1. LE PETIT ACCROISSEMENT. — Dans les extrémités des gaines ovariennes, les noyaux des ovocytes I se distinguent facilement de ceux des cellules folliculaires. Au repos, ils présentent, comme eux, un réseau Feulgen positif très net et disposé à la périphérie, tandis que le centre est occupé par un nucléole volumineux qui se colore très bien au vert lumière. Cependant, tandis que les noyaux des ovocytes I conservent à peu près leur forme sphérique, ceux des cellules folliculaires vont s'aplatissant sauf ceux placés au pôle antérieur des ovocytes qui restent sphériques dans des cellules plus hautes, donnant naissance à la partie épaissie du chorion au pôle antérieur. La fig. IV-6 représente ce groupe de cellules relié aux cellules folliculaires de l'ovocyte voisin par un pédoncule assez fin.

Le nucléole unique coloré en vert sombre par le vert lumière employé comme colorant plasmatique après la réaction de Feulgen, ou en noir par l'hématoxyline ferrique, est très visible dans tous les ovocytes jeunes et dans toutes les cellules folliculaires.

Dans les ovocytes, il diminuera un peu d'importance pendant les premiers stades de la prophase. Dans ces noyaux d'ovocytes on suit assez

difficilement les processus classiques de la prophase de la première mitose de maturation. On observe seulement un stade leptotène puis un bouquet assez net ainsi qu'un pachytène et même peut-être un diplotène (fig. III-5 et 6). Il est évidemment assez difficile de savoir s'il y a appariement des chromosomes bien que la formation du bouquet semble impliquer qu'il existe et que le nombre de filaments leptotènes paraisse bien moins élevé que celui que l'on observe au zygotène. Nous aurons cependant par la suite la preuve que les phénomènes de conjugaison se produisent bien à ce stade là. Le noyau des ovocytes commence alors à perdre peu à peu son acide thymonucléique : c'est le début du stade de grand accroissement qui durera jusqu'au moment où les chromosomes seront à nouveau colorables par la fuchsine basique de la réaction nucléale de Feulgen.

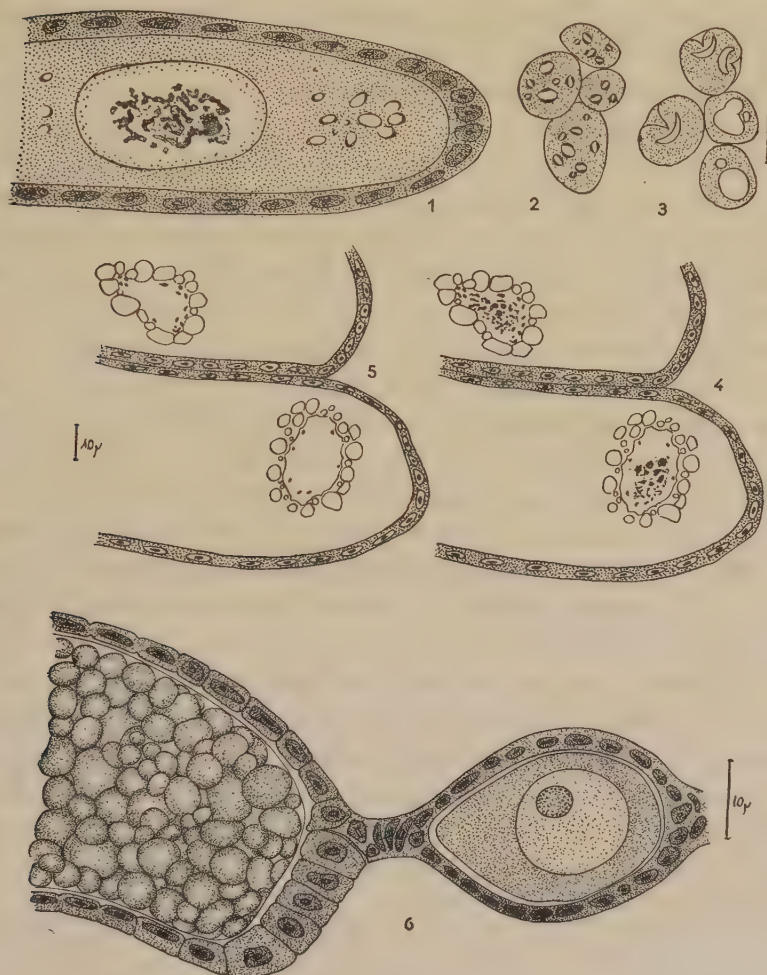
D. — La maturation chez l'adulte.

1. — LE GRAND ACCROISSEMENT.

Au moment où les jeunes ovocytes se distinguent nettement de leurs cellules folliculaires, le diamètre du noyau est à peu près la moitié de celui de l'ovocyte. Ce rapport ira diminuant durant toute la période de grand accroissement de l'œuf jusqu'à se réduire à $1/10^e$ environ, au stade où le noyau cessant d'être sphérique est déformé par la pression des globules vitellins et devient amiboïde. Le volume du deutoplasme s'accroît donc considérablement et l'ovocyte qui, à l'origine, était une sphère de $6\ \mu$ de diamètre, devient ellipsoïde puis réniforme ; il mesure alors $250\ \mu$ suivant son grand axe et $85\ \mu$ suivant son petit axe. Sa concavité étant, je l'ai dit, tournée vers l'intérieur de l'abdomen (fig. 9, pl. IV).

a) FORMATION DU VITELLUS. — Le cytoplasme, tout d'abord peu volumineux, est finement granuleux. On y distingue assez mal les mitochondries et le Golgi. Puis les dictyosomes apparaissent, nettement colorés par l'hématoxyline ferrique. Substance chromophile et substance chromophobe y sont disposées suivant le schéma classique et les dictyosomes sont répartis en avant et en arrière du noyau qui, à ce stade, est presque tangent aux parois de l'ovocyte (fig. IV-1).

La substance chromophobe s'accroît beaucoup à mesure que le dictyosome grossit tandis que la substance chromophile régresse peu à peu et l'on obtient de petits globules vitellins. On voit alors apparaître dans ces


 FIG. IV. — Oogenèse de *Heliothrips haemorrhoidalis*.

- 1, 2, 3. — Vitellogenèse. — 1 = Aux deux extrémités de l'ovocyte apparaissent les premiers globules vitellins (Remarquer le fractionnement du ruban nucléolaire). (Fl, H. F.).
4. — Disparition du nucléole (Fl, H. F.).
5. — Même préparation colorée au Feulgen. — Les chromosomes ont repris leur colorabilité. Ils paraissent nettement indépendants des restes du nucléole par comparaison avec le dessin n° 4.
6. — Fragment de gaine ovarique. — Remarquer le développement des cellules folliculaires du pôle antérieur du gros ovocyte qui secréteront la région micropylaire (cf. fig. VIII). (Fl, Feulgen).

globules de fins organites très colorés par l'hématoxyline. D'abord peu nombreux, un ou deux, ces organites se multiplient rapidement sans croître tandis que le globule vitellin grossit jusqu'à atteindre 7 ou 8 μ . C'est alors que ces corpuscules augmentent de volume et l'on observe nettement une partie centrale très réfringente tandis que la partie margi-

nale est sombre : globuleux et légèrement elliptiques, ils affectent la forme d'un grain de café. On n'aperçoit à l'intérieur aucune structure. Ce sont certainement des corps plus réfringents donc plus denses que le globule vitellin. En effet, la partie centrale paraît d'autant plus claire et plus étroite, entourée d'un anneau obscur d'autant plus large que l'on examine un point plus rapproché de la face supérieure. Les inégalités dans l'épaisseur de l'anneau proviennent du fait que l'on n'est pas en présence de corps sphériques mais ellipsoïdes d'où une bande foncée plus large suivant le petit axe (fig. IV-2).

Au terme de leur accroissement, ces organites fusionnent et l'on ne perçoit plus dans le globule vitellin qu'une, deux, ou trois grandes vacuoles sphériques. Les globules vitellins pressés l'un contre l'autre se déforment mutuellement et leurs vacuoles crèvent. J'ai pu observer qu'elles prennent alors une curieuse forme en croissant dont la concavité est formée par la paroi la plus mince du globule vitellin. Le liquide vacuolaire s'écoule tandis que les globules vitellins fusionnent et l'on observe à la fin de l'évolution un vitellus compact présentant des lacunes sphériques (fig. IV-3).

J'ai constaté que plus l'évolution du vitellus avance et plus celui-ci prend le vert lumière. Tandis qu'à leur apparition les globules vitellins prennent une teinte vert jaunâtre, l'œuf prêt à être pondu est d'un beau vert émeraude. Cette remarque jointe à l'observation de la structure du vitellus m'a permis de repérer avec exactitude le degré d'évolution des œufs.

b) ÉVOLUTION DU NOYAU. — Au début du stade de grand accroissement le noyau devient absolument Feulgen négatif. Le nucléole grossit et se divise, d'abord en deux, puis en une vingtaine de nucléolules très fortement colorés par le vert lumière.

M^{me} PUSSARD-RADULESCO (1931) avait signalé l'interdépendance des chromosomes et du nucléole dans ce qu'elle nommait le complexe chromoso-nucléolaire dans l'ovogenèse des Thysanoptères qu'elle a étudiés : parmi ceux-ci figure *Heliothrips haemorrhoidalis*. Il est en effet évident, et ces vues ont été depuis confirmées par BRACHET (1940) et de nombreux autres cytologistes, que ces deux éléments paraissent avoir des rapports assez étroits.

En effet, lorsque pendant le grand accroissement, le réseau de chromatine devient de moins en moins Feulgen positif, c'est-à-dire perd son acide

thymonucléique, DNA, le nucléole, au contraire, grossit et se divise présentant des signes d'activité intense.

Au contraire, lorsque les chromosomes apparaissent contre la membrane nucléaire, les nucléoles qui, pendant tout le grand accroissement s'étaient multipliés, perdent leur belle couleur vert-lumière et disparaissent peu à peu tandis que les chromosomes augmentent de volume. Il convient de noter que cette division du nucléole est assez complexe. Si l'on opère une seule coloration à l'hématoxyline on peut, dans certains cas, être frappé par l'aspect de rubans que prennent les éclats du gros nucléole primitif; cette apparence peut porter à croire que ce qu'on observe, ce n'est plus un nucléole mais le squelette des chromosomes qui ont perdu leur DNA (fig. III-9). Dans le but de savoir quelle était la relation exacte entre les deux éléments, chromosomes et nucléoles, j'ai coloré des coupes d'abord au Feulgen vert-lumière de façon à bien situer les chromosomes, ensuite à l'hématoxyline ferrique pour voir où se trouvait le nucléole dans ces mêmes noyaux (fig. IV-4 et 5 — fig. V-1). On observe les chromosomes contre la membrane nucléaire alors qu'au centre du noyau les nucléoles se dissocient peu à peu et finissent par disparaître. J'ai d'ailleurs appliqué ces deux colorations successives à des coupes d'autres espèces, j'ai obtenu des images de nucléoles en voie de désagrégation encore plus semblables à des chromosomes longs et plumeux (fig. XXI-9). Je n'ai pas pu observer de contact certain entre chromosomes et éléments nucléolaires. Cependant dans quelques préparations, au moment où le nucléole commence à se diviser, j'ai remarqué, à la périphérie de ce dernier, des organites Feulgen positifs, très réfringents qui pourraient être interprétés comme des chromocentres (fig. IV-6) mais comme je ne les ai pas retrouvés dans les stades plus avancés, je ne puis rien affirmer.

Au moment où l'ovocyte d'ellipsoïdal devient réniforme, le noyau qui, jusqu'alors, avait occupé une position centrale, se dirige vers la paroi concave et l'atteint en un point situé légèrement en avant du centre. J'ai remarqué que ce noyau s'applique toujours contre celui d'une cellule folliculaire et l'entoure parfois partiellement à la façon d'une amibe phagocytant une proie. Le noyau de la cellule folliculaire intéressée prend un aspect qui dénote une activité intense, en particulier son réseau chromatique est très dense et très colorable par le Feulgen, son volume augmente. Pendant ce déplacement, le noyau de l'ovocyte atteint ses dimensions maxima. Il est de forme grossièrement ellipsoïde et son grand

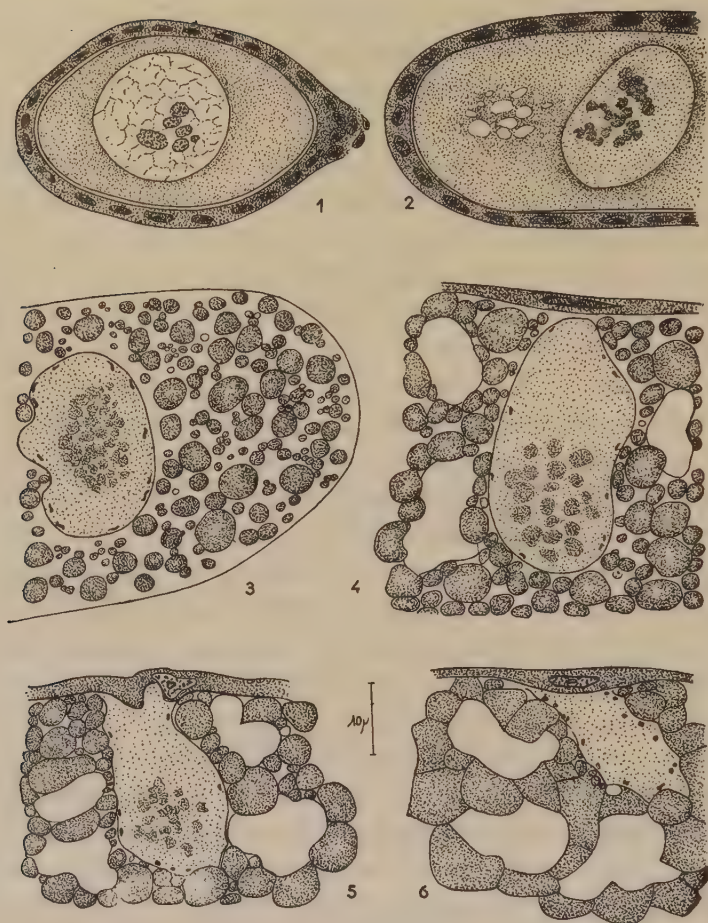


FIG. V. — Ovogenèse de *Heliothrips haemorrhoidalis*.

Évolution du noyau et du vitellus pendant le grand accroissement. 1, 2. — Il n'y a plus rien de Feulgen positif dans le noyau. Le nucléole poursuit sa division.

3. — Les chromosomes apparaissent plaqués contre la membrane nucléaire.

Le deutoplasme est envahi par les globules vitellins qui grossissent peu à peu.

4, 5, 6. — Le noyau est venu contre la membrane de l'ovocyte. Spiralisation des chromosomes. (Fl. Feulgen).

axe, perpendiculaire à celui de l'œuf, mesure jusqu'à 40 μ . Il va alors perdre rapidement de son volume au moment où les éléments nucléolaires s'estompent et disparaissent (fig. 10, pl. IV). Par contre l'on observe nettement contre la membrane nucléaire des chromosomes longs et flexueux qui deviennent de plus en plus colorables par la réaction de Feulgen (fig. V-3).

Il n'est pas possible de discerner avec précision les stades de préparation à la méiose, les faibles dimensions des chromosomes ne le permettent

guère. Ceux-ci, cependant, paraissent perdre de leur longueur et gagner au contraire en épaisseur. Ce qui, sans doute, doit correspondre à une spiralisation. Alors, pour la première fois depuis le début de l'ovogenèse, il est possible de compter les chromosomes. J'ai été très surpris de ne jamais trouver le même nombre, les résultats obtenus variant entre 20 et 40. Mais j'ai remarqué d'autre part, que certains chromosomes étaient en forme de diplocoques alors que, certains paraissaient simples (fig. V-6) et, au moment où les chromosomes abandonnent le contact de la membrane nucléaire pour se grouper et former la plaque métaphasique, j'ai pu observer une image qui m'a donné une explication satisfaisante de cette anomalie (fig. VI-3). Dans un groupe de 4 chromosomes on distingue 2 chromosomes globuleux et 2 chromosomes piriformes. Ces deux derniers paraissent homologues et sont dans une position telle qu'elle suggère nettement qu'ils viennent de se séparer. Il est donc probable que l'on assiste à une déconjugaison des bivalents telle qu'elle a été observée dans de nombreux cas : *Pediculopsis graminum* (COOPER, 1939) *Rhytidolomia senilis* (Fr. SCHRADER 1940), etc... Je reviendrai plus loin d'ailleurs sur ce fait remarquable.

2. — LES MITOSES DE MATURATION (fig. 12 et 13, pl. IV).

Au moment où les chromosomes se regroupent pour former la plaque métaphasique, j'ai pu à plusieurs reprises en compter 40 à 42. A la fin de la prophase le noyau est devenu fortement amiboïde car il est comprimé par les globules vitellins et il est difficile de situer le moment exact de la disparition de la membrane nucléaire. La première mitose de maturation s'effectue suivant un axe perpendiculaire à la paroi de l'œuf (fig. VI-4). J'ai eu des figures où les fibres fusoriales sont très visibles mais il m'a toujours été impossible d'observer des centrosomes. Je n'ai aperçu qu'une seule fois un organite au point de convergence des fibres du fuseau mais il n'est pas possible d'affirmer qu'on ait bien affaire à un centrosome. D'ailleurs les fibres fusoriales cessent d'être visibles au-delà des groupes chromosomiques (fig. VI-5 et 6).

L'anaphase de la première mitose plaque le premier globule polaire contre la paroi de l'ovocyte en un point situé sur la face concave et compris entre le milieu et le pôle antérieur. Plusieurs préparations m'ont permis alors de compter nettement 21 chromosomes dans chacun des deux lots anaphasiques. Or, lorsque les bivalents dissociés sont venus se



FIG. VI. — Ovogenèse d'*Heliothrips haemorrhoidalis*.
Première mitose de maturation.

1. — Clivage précoce des homologues. — a) les chromosomes prennent l'allure de diplocoques. — b) la même préparation colorée à l'H. F. montre le nucléole en train de se dissocier et disparaître (Fl.-Feulgen).
2. — Formation de la plaque équatoriale. — Les chromosomes se groupent au centre de la vésicule germinative. Nombre diploïde 42. Remarquer dans le groupe de 4 qui est au bas le chromosome piriforme clivé (Fl.-Feulgen).
3. — Stade plus avancé que le précédent (Fl.-Feulgen).
4. — Métaphase (Fl.-Feulgen).
- 5, 6. — Anaphase. (Fl.-Feulgen).
7. — Emission du premier globule polaire. — Le pronucleus femelle s'enfonce vers le centre de l'œuf. Deux groupes de 21 chromosomes. (Fl.-Feulgen).

placer sur la plaque équatoriale nous en avons compté une quarantaine. On est donc amené à conclure que les éléments homologues sont restés face à face et qu'ils se sont séparés à l'anaphase. Nous n'avons pas ici une mitose de maturation avec le nombre diploïde ainsi que VON BAEHR

(1920) par exemple l'a observé chez *Aphis palmae*. Il s'agit simplement d'une mitose dans laquelle la diacinèse s'est faite plus tôt et surtout a rejeté les homologues à une distance plus grande qu'à l'ordinaire. Le pronucleus s'enfonce dans le vitellus et vient reprendre la position centrale qu'occupait le noyau durant tout le stade d'accroissement (fig. VI-7). Il ne semble pas y avoir d'intercinèse. Le deuxième globule polaire est rejeté en direction du pôle antérieur de l'œuf tandis que le pronucleus femelle reste au centre. J'ai pu aussi compter les chromosomes à propos de cette mitose et j'en ai trouvé à nouveau 21 (fig. VII-1). Dans l'une de mes préparations j'ai pu observer un cône cytoplasmique très net au-dessus du pronucleus femelle mais à l'extrémité de ce fusome je n'ai toujours pas vu de centrosome. Nous pouvons donc conclure de ce qui précède que :

La maturation des ovocytes d'Heliothrips haemorrhoidalis a lieu dans l'ovaire et qu'elle comporte deux divisions de maturation montrant chacune 21 chromosomes et correspondant à l'émission de deux globules polaires.

3. — LA RÉGULATION.

Le premier globule polaire (fig. VII-2) dégénère rapidement tandis que le pronucleus femelle et le deuxième globule polaire paraissent passer par un stade de repos. La membrane nucléaire reparaît et la chromatine se transforme en réseau dans chacun des deux noyaux. Le deuxième globule polaire se rapproche alors du pronucleus femelle qui reste au centre de l'œuf (fig. VII-3). J'ai pu trouver deux préparations où les deux noyaux sont tout près l'un de l'autre (fig. VII-4). Je n'ai pas pu observer de stade plus avancé dans les nombreuses coupes d'ovaire que j'ai effectuées. Il est probable que c'est à ce moment là que l'œuf est pondu. J'ai donc été conduit à examiner des œufs insérés dans le parenchyme des feuilles de *Viburnum tinus*. Après avoir coupé un assez grand nombre d'œufs (180 environ) j'ai pu observer un œuf en fin d'anaphase de la première division de segmentation. Les chromosomes sont moins nets que ceux observés lors des mitoses de maturation mais il est indubitable que leur nombre est voisin de quarante (fig. VIII-1). Une métaphase de segmentation au stade II montre aussi le même nombre de chromosomes. Ces constatations confirment donc que :

La régulation du nombre de chromosomes s'effectue par la fusion du deuxième polocyte avec le pronucleus femelle. Cette fusion rétablit $2n = 42$ chromosomes.

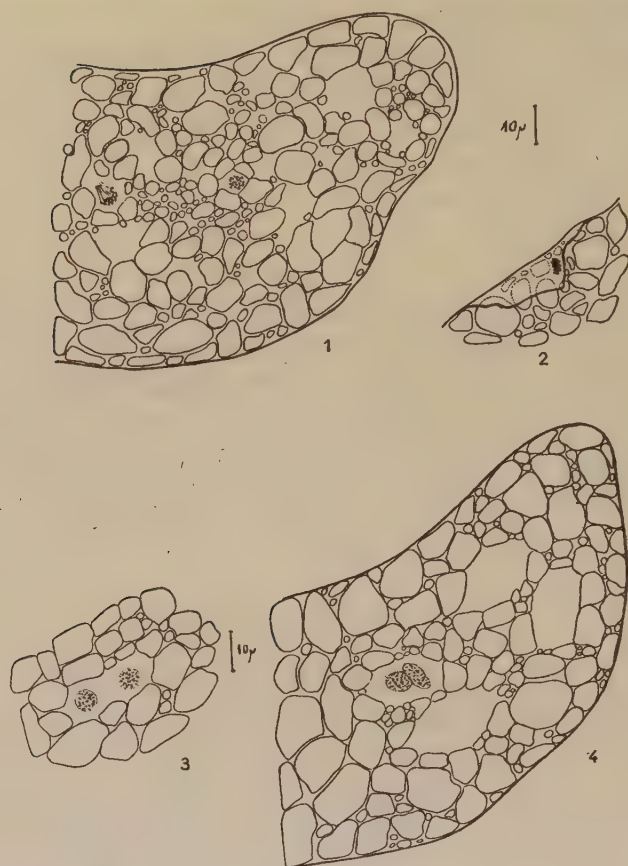


FIG. VII. — Ovogenèse de *Heliothrips haemorrhoidalis*.
Deuxième mitose de maturation.

1. — Télaphase de la deuxième mitose de maturation. (Fl.-Feulgen).
2. — Premier globule polaire. — Dans le même œuf, mais dans une autre coupe on distingue le premier globule polaire (qui paraît ne pas s'être divisé) recouvert par un fragment du chorion. (Fl.-Feulgen).
3. — Pronucleus femelle et 2^e globule polaire passant par un court stade de repos (Fl.-Feulgen).
4. — Régulation. — Pronucleus femelle et deuxième globule polaire se rapprochant (Fl.-Feulgen).

4. — LA SEGMENTATION.

Il m'a été possible de voir fréquemment dans les œufs pondus des stades 4, 8 et 16. La première mitose de segmentation rejette les deux premiers blastomères près de chacun des pôles de l'œuf. Les cellules des stades 4, 8 et 16 seront réparties en deux groupes isolés, chaque groupe occupant un pôle. Ce n'est qu'après plusieurs divisions que se produira la migration des cellules qui constitueront le blastoderme.

CHAPITRE II.

L'ŒUF ET LA PONTE

L'œuf d'*Heliothrips haemorrhoidalis* est réniforme. Il mesure environ 245 μ de long sur 70 μ de diamètre. Le pôle postérieur est plus arrondi et plus renflé que le pôle antérieur. Il est entouré d'un chorion très mince qui s'épaissit brusquement au pôle antérieur (fig. VIII-3). Avant la ponte, l'œuf mûr est placé dans l'ovaire de telle façon que son plan de symétrie soit perpendiculaire à celui du corps de l'animal. La concavité est toujours tournée vers le centre du corps.

L'œuf pondu est couché sous l'épiderme, son plan de symétrie est alors parallèle à la surface de la feuille (fig. VIII-2). L'épaississement du chorion fait saillie au dehors. L'épiderme, distendu par ce corps étranger, permet de déceler l'œuf pondu. Par ailleurs, la recouvrant parfois entièrement, une goutte d'excréments masque la gibbosité produite par l'œuf. Cette goutte d'excréments se solidifie et brunit rapidement à l'air. Je n'ai pas pu observer d'orientation spéciale des pontes. Les œufs sont cependant pondus plus fréquemment contre les nervures et, en particulier, le long et à la base de la nervure centrale, plus souvent à la face inférieure qu'à la face supérieure dans la nature. J'ai pu vérifier au laboratoire que ceci est simplement dû au phototropisme de l'insecte. Cependant les pontes ont lieu aussi bien de jour que de nuit.

Il est difficile d'observer une femelle de Thysanoptère en train de pondre. En effet, cette opération se fait par œufs isolés, ne dure qu'un temps très court et ne se reproduit qu'une fois, rarement plusieurs, en 24 heures. Peu d'auteurs l'ont observée. Je n'ai pu en trouver que deux relations, la première par HINDS (1900) pour *Anaphothrips striatus* est assez incomplète, BUFFA (1902) avoue ne pas avoir pu l'observer, CAMERON et TREHERNE (1918) en parlent peu et donnent pour *Toeniothrips inconsequens* un dessin assez peu vraisemblable. J'ai assisté à cinq reprises à une ponte d'*Heliothrips haemorrhoidalis*. Les femelles avaient été placées sur une petite feuille de *Viburnum tinus* fixée sur une rotule de telle façon qu'il m'a été possible d'observer l'insecte de profil et de bien suivre le mécanisme de l'oviposition (fig. IX-1 2 et 3).

Lorsqu'une femelle a dans l'ovaire un œuf prêt à être pondu elle relève légèrement l'extrémité de son abdomen et contracte celui-ci, ce qui a sans doute pour effet de faire avancer l'œuf. Au bout d'un certain

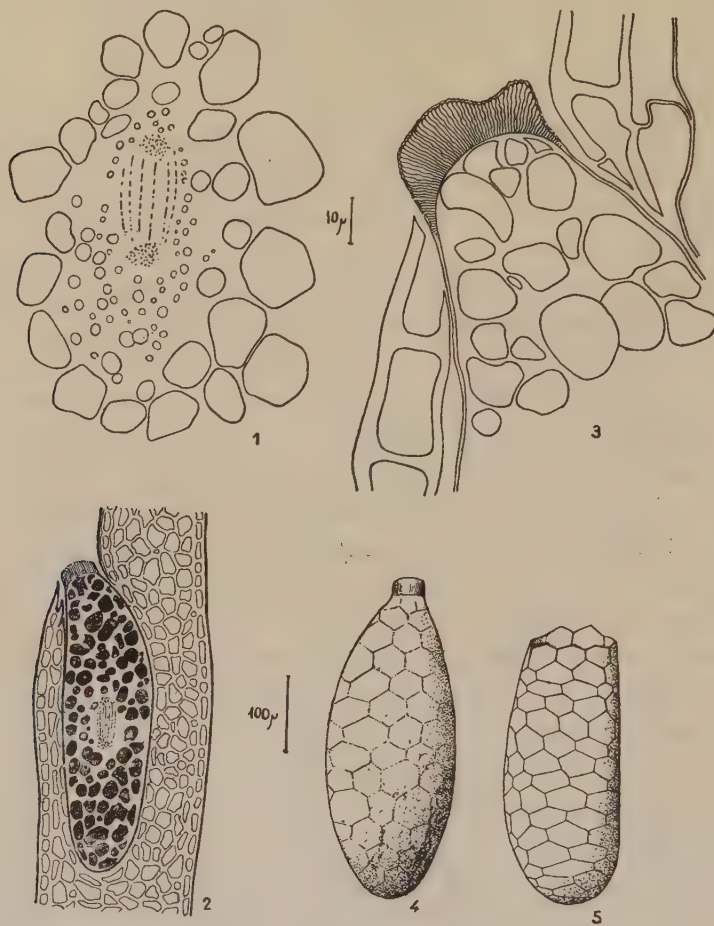


FIG. VIII. — Œufs de Thysanoptères.

1. — Première mitose de segmentation. — Dans un œuf pondu de *Heliothrips haemorrhoidalis*, télophase de la première mitose de segmentation (Fl.-H. F.).
2. — Insertion de l'œuf, dans la feuille de *Viburnum*. — La partie découverte de l'œuf est protégée par un épaissement du chorion (Cf. fig. IV = 6) (Fl.-H. F.).
3. — Détail de la figure précédente.
4. — Œuf de *Necheegeria verbasci* Osborn (Tubulifère) extrait du tomentum d'une feuille de *Verbascum phlomoides*.
5. — Chorion d'un œuf de *Necheegeria verbasci* Osborn. (Cf. fig. XIII 1).

temps, 4 à 5 minutes, elle arque son abdomen, l'extrémité étant cette fois dirigée vers le bas. Les longues soies des derniers segments abdominaux balayent la surface de la feuille et sans doute ont-ils un rôle sensoriel car

l'animal a l'air de tâter et de chercher un endroit favorable à l'insertion de l'œuf. La tarière reste encore dans le sillon de la gaine qu'elle occupe en temps normal, seule sa pointe dépasse légèrement le dernier segment abdominal. La femelle pique alors verticalement cette pointe dans la feuille. La gouttière dans laquelle se trouve encore la tarière a certainement, dans cette opération, un rôle de guidage car les lames bien que fortement chitinisées ne seraient pas suffisamment résistantes si elles étaient à nu. On peut observer le même processus dans la ponte de *Pristiphora conjugata* Dahlbom étudiée par R. DELMAS (1926). Chez cette

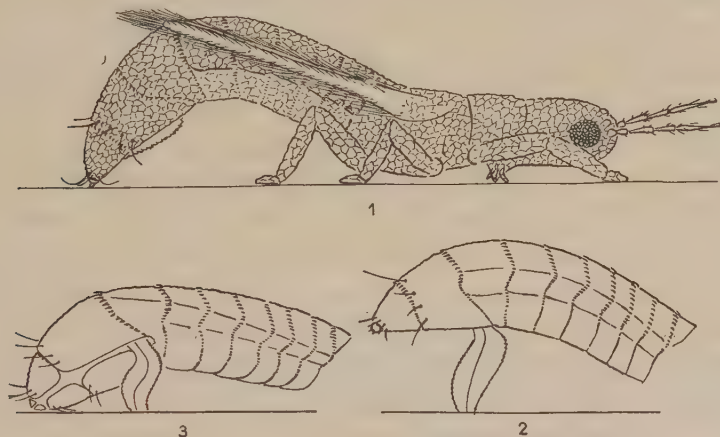


FIG. IX. — Ponte d'*Heliothrips haemorrhoidalis*.

1. — La tarière est encore maintenue dans la gouttière des sternites. La femelle pique l'épiderme de la feuille.
2. — La femelle pousse son abdomen vers l'arrière. La tarière sort de sa gouttière et s'enfonce un peu plus dans les tissus végétaux.
3. — L'abdomen subit un mouvement de torsion. La tarière devient fortement oblique par rapport à la feuille. Les lames commencent à jouer, et forment l'entaille où sera inséré l'œuf.

Tenthrede le scalpellum ne sort complètement de sa gaine qu'après un début de pénétration. Il en est de même chez les Thysanoptères. Au bout d'un certain temps, la femelle projette son abdomen vers l'arrière. La tarière pivotant autour de son articulation sort de son sillon, devient perpendiculaire à l'axe de l'abdomen et, sous la poussée de celui-ci, pénètre encore un peu dans la feuille. A ce moment l'abdomen subit une torsion et la tarière qui était perpendiculaire à la surface de la feuille ne forme plus avec celle-ci qu'un angle assez faible (30°). L'ovipositeur est formé de deux valves, chacune d'elles étant constituée par une lame antérieure rattachée au 8^e segment et une postérieure issue du 9^e. Ces deux lames sont coaptées de telle façon qu'elles puissent glisser l'une par

rapport à l'autre suivant un mécanisme semblable à celui du dard des *Apidae*. La tarière s'enfonce donc par la progression successive des deux lames antérieures puis des deux lames postérieures. Elle creuse ainsi entre l'épiderme et le parenchyme une entaille. Par transparence, on aperçoit très bien les lames chitineuses en train d'avancer sous l'épiderme. La tarière s'enfonce ainsi presque complètement dans les tissus de la feuille. C'est alors que les deux valves s'écartent et l'abdomen se contracte violemment à plusieurs reprises pour expulser l'œuf qui, guidé par les lames, pénètre dans les tissus végétaux. Il est probable ainsi que l'indique BUFFA (1902) que les dents minuscules qui tapissent la paroi interne des lames postérieures accrochent le chorion et poussent l'œuf jusqu'au fond de l'entaille. La femelle retire alors lentement sa tarière et dépose à ce moment là une goutte d'excrément sur la partie découverte de l'œuf. BUFFA parle aussi d'une glande « sebifichie » dont la sécrétion servirait à lubrifier le passage de l'œuf et à recouvrir la partie de celui-ci non cachée sous l'épiderme. J'ai, en effet, observé une telle glande qui débouche à la base de la tarière mais je ne puis rien affirmer quant au rôle joué par sa sécrétion. Cet auteur donne 1 minute et demie pour la durée totale de l'oviposition. HINDS pour *Anaphothrips striatus* donne le même temps. La moyenne des temps que j'ai notés pour *Heliothrips haemorrhoidalis* est légèrement inférieure à trois minutes.

Conclusions.

1. — *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché est une espèce à reproduction parthénogénétique thélytoque. Deux mâles seulement ont été signalés : l'un en Autriche par HEEGER (1852), l'autre à New-York par CRAWFORD (1940). Ce sont des mâles résiduels.

2. — Les premiers stades de l'ovogenèse se trouvent seulement chez la larve du 2^e stade, la pronymphe et la nymphe où l'on peut observer la prophase de la première mitose de maturation : leptotène, bouquet, pachytène. Il y a appariement des homologues.

3. — Au stade de grand accroissement les chromosomes perdent leur acide thyminucléique et deviennent complètement Feulgen négatifs, cependant que le nucléole grossit beaucoup et se divise.

4. — A la fin du grand accroissement les chromosomes réapparaissent contre la membrane nucléaire, le nucléole achève de se dissocier.

5. — Les lipides du vitellus sont sécrétés par l'appareil de Golgi.

6. — Les chromosomes ont alors l'aspect de diplocoques, les bivalents se disjoignent complètement avant de former la plaque équatoriale de la première mitose de maturation ; on retrouve dans le noyau le nombre diploïde.

7. — Les bivalents dissociés sont séparés à l'anaphase, chaque lot de chromosomes ne présente donc que le nombre haploïde.

8. — Le premier globule polaire dégénère rapidement tandis que la deuxième mitose de maturation s'effectue suivant le grand axe de l'œuf, toujours avec le nombre haploïde de chromosomes.

9. — La régulation s'effectue par fusion du deuxième globule polaire avec le pronucleus femelle.

10. — La ponte a lieu par œufs isolés, un par 24 heures environ. Les œufs sont insérés sous l'épiderme. La tarière est enfoncée verticalement au début puis presque horizontalement. Le pôle antérieur de l'œuf est protégé par un épaissement du chorion et par une goutte de miellat.

TROISIÈME PARTIE

PARTHÉNOGENÈSE ARRHÉNOTOQUE

CHAPITRE III.

1. — *NEOHEEGERIA VERBASCI* OSB.

Aux États-Unis, en 1914, A. F. SHULL signale pour la première fois la reproduction parthénogénétique de *Neoheegeria verbasci* Osb. Par une série d'élevages, il montre que des femelles non fécondées de cette espèce pondent des œufs qui donnent naissance à des mâles. Une deuxième note précise en 1917 les résultats précédemment publiés, mais ne donne, sur la cytologie de cette parthénogenèse, que des renseignements assez vagues, elle signale toutefois l'existence possible d'un « lagging chromosome » dans l'une des mitoses de maturation.

En 1928, à l'occasion de son étude cytologique de la parthénogenèse des Thysanoptères, POMEYROL cite *Neoheegeria verbasci* comme espèce

arrhénotoque. Il a repris en 1927 les élevages déjà effectués par SHULL mais il est arrêté l'année suivante faute de matériel.

Afin de compléter le travail de POMEYROL décrivant *Neoheegeria verbasci* comme une espèce à parthénogenèse arrhénotoque, j'ai été amené à étudier la cytologie de la spermatogenèse de cette espèce.

A. — Description du pygidium des nymphes I et II.

Afin de vérifier que *Neoheegeria verbasci* est bien une espèce dont la reproduction parthénogénétique est du type arrhénotoque, il fallait isoler sur un *Verbascum* des femelles non fécondées. Ceci m'a conduit à chercher si, au stade nymphe, il ne serait pas possible de distinguer les sexes. Cette opération est facile chez les Térébrants dont la femelle,

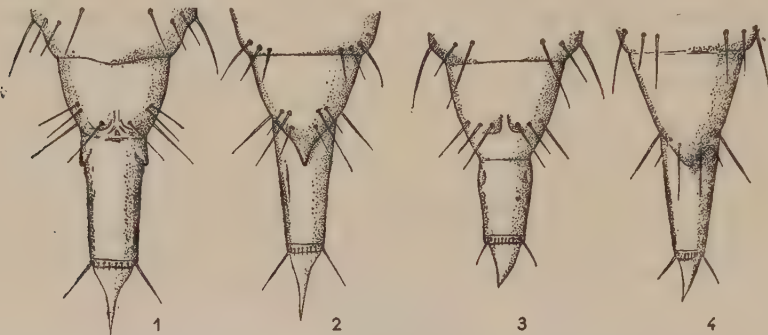


FIG. X. — Pygidium de pronymphes et de nymphes de *Neoheegeria verbasci* (Vue ventrale).

1. — Nymphe femelle.

2. — Nymphe mâle.

3. — Pronymphe femelle.

4. — Pronymphe mâle.

même au stade pronymphe, présente des ébauches de tarrière. Chez les Tubulifères au contraire, et c'est ici le cas, cette discrimination est beaucoup plus délicate. Cependant l'examen des derniers sternites abdominaux permet, avec un peu d'habitude, de déterminer, sans risque d'erreur, le sexe des nymphes I et II de *Neoheegeria verbasci*.

Il faut d'abord distinguer l'un de l'autre les deux stades nymphaux ;

— les fourreaux antennaires qui ne dépassent pas le bord antérieur du pronotum au stade I sont un peu plus longs au stade II.

— les fourreaux alaires sont aussi plus longs au stade II qu'au stade I.

— l'éperon qui obstrue le tube et le prolonge est aussi nettement plus long au stade II.

Ces caractères s'appliquent aussi bien aux stades nymphaux de l'un et l'autre sexe.

Les images de la figure X, représentant les derniers sternites abdominaux, permettent de distinguer facilement le mâle de la femelle.

— Dans le cas du mâle :

La nymphe I présente un 9^e sternite dont le bord postérieur n'est pas rectiligne mais forme un angle saillant qui recouvre une partie du 10^e sternite. Il y a 3 soies paires, les deux extérieures et les deux intérieures longues, les deux médianes plus courtes. Le 10^e segment (tube) est glabre et régulièrement tronconique.

Chez la nymphe II le saillant du bord postérieur du 9^e sternite est beaucoup plus pointu et porte une paire supplémentaire de soies courtes. Le 10^e sternite s'est allongé.

— Dans le cas de la femelle :

La nymphe I présente un 8^e et un 9^e sternites à bords rectilignes. On aperçoit de part et d'autre de la base du 9^e sternite deux protubérances qui sont les ébauches des deux plaques qui, au repos, obturent l'orifice génital femelle. Le bord postérieur porte aussi 3 soies paires, comme chez la nymphe I mâle. Le 10^e segment est tronconique mais porte deux renflements de part et d'autre de la partie basale.

La nymphe II : le bord postérieur du 8^e segment forme au centre une convexité ; les ébauches des plaques sont encore plus apparentes ; la disposition des soies est modifiée : une longue au sommet de chaque protubérance, l'autre latérale, deux courtes à la partie moyenne du sternite. Le 10^e sternite s'est allongé, le renflement qui était à la base chez la larve I s'est différencié donnant l'impression d'une partie repliée sur elle-même. Par ailleurs de nombreuses coupes m'ont montré que des nymphes femelles ne sont jamais fécondées (tandis que chez *Limothrips denticornis*, elles le sont presque toujours).

Pour prouver que *Neoheegeria verbasci* a une reproduction parthénogénétique et confirmer les résultats acquis par SHULL (1914) en Amérique et POMEYROL (1928) en France, il m'a donc suffi de chercher dans la nature des nymphes femelles et de les isoler sur des *Verbascum* cultivés en pots. Dans un délai de 24 à 30 jours après la transformation de la nymphe en femelle adulte, j'ai toujours obtenu des mâles. Je puis donc conclure à mon tour qu'en France *Neoheegeria verbasci* peut se reproduire par parthénogenèse arrhénotoque.

B. — Spermatogenèse.

Comme chez la plupart des Thysanoptères on ne trouve dans les testicules du mâle adulte de *Neoheegeria verbasci* que des spermatozoïdes, très rarement quelques spermatides. J'ai dû successivement examiner des nymphes au 1^{er} et 2^e stade, des pronymphes et enfin des larves pour trouver tous les stades de la spermatogenèse.

1. — APPAREIL GÉNITAL MÂLE.

L'appareil génital de l'adulte est très simple. Il est impossible de l'examiner par transparence comme pour les Térébrants car le tégument est très fortement pigmenté. On ne peut apercevoir les deux testicules que chez les individus nouvellement éclos. Ceux-ci sont situés entre les 4^e et 7^e segments abdominaux. Ce sont des masses compactes de forme oblongue de 100 μ de longueur sur 20 μ de diamètre (fig. XII-4). Ils sont entourés d'un épithélium assez épais de cellules à noyau sphérique. A l'intérieur des testicules les spermatozoïdes sont disposés sans ordre apparent ; ils constituent des masses de longs filaments sinueux placés côte à côte, chacune de ces masses correspondant sans doute à un cyste. Un canal déférent long de 150 μ prolonge le testicule. Ce canal déférent est renflé au premiers tiers de sa longueur. MELIS (1934) et d'autres auteurs ont interprété ce renflement comme une vésicule séminale. En effet, on la trouve toujours pleine de spermatozoïdes et ses parois sont formées d'une couche de cellules à gros noyau et à cytoplasme granuleux qui sont peut-être sécrétices (fig. XII-5). Le canal déférent débouche dans un atrium génital (homologue de celui que U. S. SHARGA (1933) nomme chez les Térébrants vésicule seminale antérieure), qui est formé de parois épaisses constituées par de nombreuses cellules à petits noyaux. C'est là qu'aboutissent aussi les deux paires de glandes accessoires. La première paire est constituée par des glandes à grosses cellules laissant entre elles des lacunes qui représentent la cavité glandulaire. Les glandes de la deuxième paire, au contraire, ont une cavité glandulaire normale et sont assez semblables à la glande accessoire paire qu'on trouve chez les Térébrants, il est fort possible qu'elles soient homologues. Comme chez les Térébrants encore, notons que les deux glandes accessoires ont une position ventrale, tandis que les testicules sont appliqués contre les tergites.

Les coupes d'individus mâles effectuées pour l'étude histologique de cet appareil génital, m'ont donné de belles figures de genitalia ♂. Je vais donner la description de ce genitalia de *Neoheegeria verbasci* pour le comparer à celui de *Phlocothrips brunnea* Jordan donné par JORDAN (1889), celui de *Trichothrips copiosus* Uzel donné par BUFFA (1905). Il est composé d'un pénis (s. lato) flanqué à sa base de deux paramères et supporté par une pièce basale (fig. XII-2, 3). Les deux paramères renforcés par un anneau fortement chitinisé portent à leur sommet deux soies d'inégale longueur. La pièce basale joue le rôle de rotule lors des flexions du pénis. Celui-ci se compose de trois parties tout à fait distinctes :

- une partie proximale fortement chitinisée et en forme de cuillère.
- une partie distale, chitinisée elle aussi, en forme de tube.
- une partie médiane constituée par un sac très souple.

Au repos la partie distale s'invagine dans la partie médiane et les deux viennent reposer dans la cavité en cuillère de la partie proximale (fig. XII-3). Au moment de l'accouplement la partie médiane devient turgescence, elle est chassée de sa position de repos et dévagine la partie distale (fig. XII-4). J'ai pu observer très nettement le canal éjaculateur qui traverse ces trois parties du pénis. Il est formé par un tube souple, hyalin, très colorable au vert-lumière, au repos il décrit une large spirale qui relie la base de la partie distale à celle de la partie proximale du pénis. A l'intérieur de la partie distale du pénis on observe une partie striée transversalement (fig. XII-3 et 4) puis le canal éjaculateur se rétrécit avant de s'ouvrir en entonnoir à l'extrémité. J'ai trouvé dans ce canal éjaculateur un spermatozoïde isolé. Cette remarque jointe au fait que la lumière du canal se rétrécit à l'extrême dans une partie chitinisée permet de supposer qu'il n'y a pas chez les Tubulifères un spermatophore comme celui que j'ai découvert chez les Térébrants.

2. — LES PHÉNOMÈNES DE MATURATION.

Chez la larve du deuxième stade les testicules sont deux grosses masses compactes de 120 μ de long sur 50 μ de diamètre. On aperçoit les canaux déférents aveugles qui débouchent dans un massif cellulaire qui donnera la vésicule séminale antérieure. Dans chacun des testicules on distingue difficilement plusieurs cystes : huit au minimum. Fait assez remarquable, leur degré d'évolution ne correspond pas très exactement à la place qu'ils occupent (fig. XI-1). Toutefois, on observe à l'apex des spermatogonies,



FIG. XI. — Spermatogenèse de *Neohaegeeria verbasci* Osborn.

1. — Testicule de larve au 2^e stade. — a) Mitoses spermatogoniales. — b) Mitoses de spermatocytes I — c) Début de téléphase I — d) Téléphase I — e) Elimination de chromatine picnotique — f) Un cyste contenant les jeunes spermatides fonctionnelles et les masses picnotiques — g) Dégénérescence des masses picnotiques — h) Jeunes spermatides fonctionnelles (Bouin-Duboscq-Feulgen).
2. — Testicule de larve du 2^e stade au terme de sa croissance. — Les spermatides se disposent en rosette : allongement du cytoplasme. (Bouin-Duboscq-Feulgen).
3. — Fuseaux de jeunes spermies dans un testicule de pronympe (Bouin-Duboscq-Feulgen).

tandis que la partie proximale présente des spermatides à tous les stades d'allongement. Les spermatogonies au repos sont des cellules à gros noyau ($3\ \mu$) et qui renferment peu de cytoplasme. L'hématoxyline met en évidence dans le noyau deux nucléoles assez gros. Les divisions spermatogoniales sont normales, malheureusement il est impossible de fixer le nombre de chromosomes. Malgré l'emploi de fixateurs et de colorants

divers, j'ai toujours obtenu des plaques métaphasiques compactes, les chromosomes sont serrés l'un contre l'autre et il est impossible de les compter. Le fuseau ne peut être observé qu'avec une fixation au Flemming sans acide acétique et une coloration à l'hématoxyline ferrique ; je n'ai pas pu voir les centrosomes. Les spermatocytes I passent par une période de repos assez courte. Leurs faibles dimensions ne permettent pas d'observer le détail des processus de la prophase. Cependant, à un certain moment, le réseau de chromatine nucléaire se résout en filaments qui pourraient représenter un stade leptotène. On trouve aussi des noyaux présentant des filaments plus gros qui correspondraient au stade pachytène, mais il n'est pas possible de trouver des figures qui permettent d'avoir une certitude. Les spermatocytes I se divisent, la plaque métaphasique bien que plus grande ($4\ \mu$ de diamètre) et moins compacte que celle des mitoses spermatogoniales, ne permet toujours aucun dénombrement. Les deux lots chromatiques de la télophase paraissent équivalents : cette mitose doit être équationnelle. Après la télophase, le noyau qui était formé de chromatine compacte s'éclaircit, la chromatine se porte contre la membrane nucléaire et tapisse l'intérieur de deux calottes sphériques opposées. La chromatine contenue dans l'une de ces calottes devient picnotique et est éliminée hors du noyau et hors du spermatocyte II entraînant un peu de cytoplasme. On assiste ainsi à la formation de deux spermatides bien différentes l'une de l'autre. L'une acquiert un noyau clair à chromatine en réseau qui va connaître une période de repos assez long, l'autre est composée d'un noyau picnotique de forme irrégulière (diamètre moyen de $1\ \mu$) entouré de très peu de cytoplasme. Cette spermatide aberrante gagne les bords du cyste et dégénère peu à peu. Elle perd lentement sa colorabilité à la fuchsine basique du Feulgen, diminue de volume et disparaît. On retrouve très tard de ces noyaux picnotiques qui n'ont pas encore dégénéré sans doute parce qu'ils n'ont pas encore atteint les bords du cyste. Les spermatides normales se groupent en rosettes (fig. XI-2). Leur cytoplasme s'allonge en queues de comètes qui convergent au centre du cyste tandis que leur noyau se porte à la périphérie. Ce noyau, qui mesurait à l'origine $3\ \mu$ de diamètre, devient de plus en plus petit tandis que la chromatine se condense. Il arrive enfin à être parfaitement sphérique et mesure $1,5\ \mu$ de diamètre : la chromatine colorable par la fuchsine basique du Feulgen est à la périphérie, on distingue dans le noyau une zone excentrique non colorable.

3. — LE SPERMATOZOÏDE.

J'ai déjà décrit, en collaboration avec O. TUZET en 1951, la spermiogénèse de *Neoehegeria verbasci*. Je la rappellerai ici (fig. XII-1).

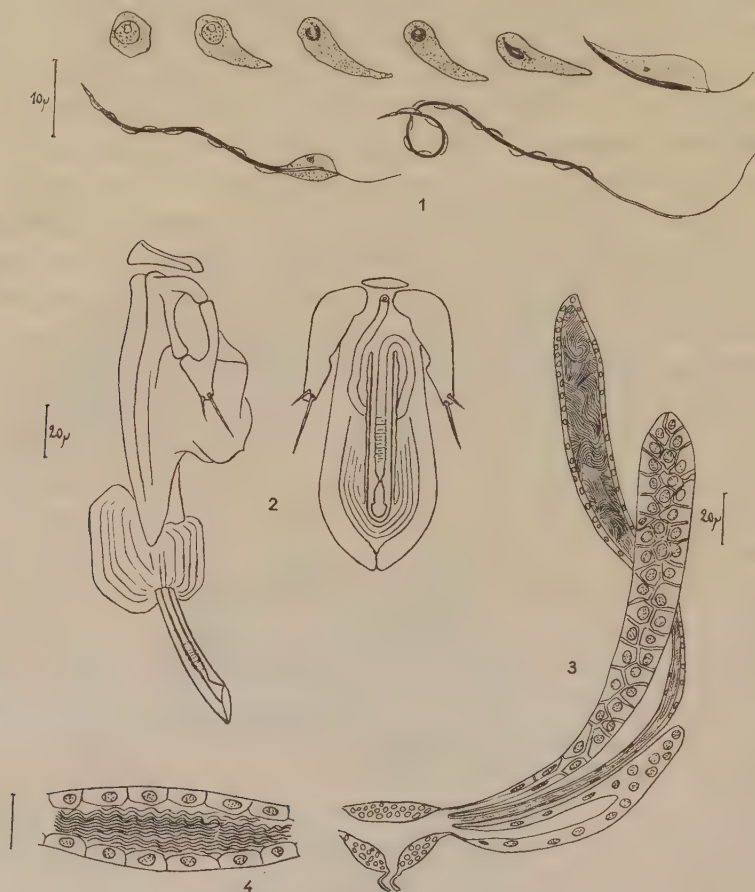


FIG. XII. — *Neoehegeria verbasci* Osborn.
Spermiogénèse et appareil génital mâle.

1. Spermiogénèse de *Neoehegeria Verbasci*.
- 2-3. — Appareil copulateur mâle (replié et en extension). — Remarquer le canal éjaculateur replié en spirale autour de la pièce distale dans la position de repos.
4. — Appareil génital mâle (comparer avec celui des Térébrants. Fig. XXI-1). — Testicule avec de nombreux spermatozoïdes ; — 2 glandes accessoires (Bouin-Duboscq-Feulgen).
5. — Épaississement du canal déférent : Vésicule séminale (Bouin-Duboscq-Feulgen).

Le spermatozoïde montre à sa partie antérieure un acrosome effilé de 5 μ environ de longueur. A la base de l'acrosome est un centrosome antérieur qui ne semble pas donner naissance à un stéréocil. Ce centro-

some antérieur, distinct du groupe centriolaire postérieur, se voit déjà dans les jeunes spermatides. L'acrosome se forme ici, comme dans presque toutes les spermiogénèses, par une sécrétion de l'idiozome dont le reliquat se localise ensuite dans le cytoplasme résiduel. Il sera rejeté avec celui-ci. Faisant suite à l'acrosome est la tête chromatique. Elle est très longue (45 μ environ) et mince: D'autre part, un filament chromatique issu du centrosome postérieur proximal est ici externe. Il décrit une longue spirale autour de la tête reliant le centrosome proximal au centrosome antérieur. Souvent détaché de son support par les fixateurs, il prend l'aspect d'une membrane ondulante. Ce filament chromatique se forme de la façon suivante. Le groupe centriolaire postérieur, d'abord placé comme dans le cas normal à la partie postérieure du noyau, devient ensuite latéral. C'est dans cette position que le centrosome proximal donne naissance au filament chromatique. Celui-ci, d'abord appliqué à la surface de la tête, s'enroulera en spirale autour de celle-ci car son allongement est plus rapide que celui de la masse de chromatine.

Le segment mitochondrial d'abord court, s'allongera peu à peu. Il mesure environ 20 μ dans le spermatozoïde. Un flagelle caudal issu du centrosome distal lui fait suite.

Dans les testicules de la nymphe, les spermatozoïdes sont groupés en faisceaux. Ils affectent une forme régulièrement sinueuse qui donne à une coupe longitudinale du testicule l'aspect d'une chevelure ondulée (fig. XII-3). La structure de ce spermatozoïde peut-elle nous renseigner sur les affinités phylogéniques des Thysanoptères ?

Dans la classification des insectes, les différents auteurs ont pu assigner aux Thysanoptères deux places différentes. Les uns comme HANDLIRCH (in Kükenthal 1926-1930) suivi par MATTHEY (1945) les classent dans le superordre des Orthoptera. D'autres, plus nombreux, les placent dans les Paranéoptères, avec les Rhynchotes,

Ce spermatozoïde est bien différent de celui décrit par POISSON (1936) pour les Hémiptères *Velia* et *Gerris*. En effet, celui-ci est caractérisé par le grand allongement de l'acrosome à la base duquel est le noyau très condensé, enclavé dans le corps postnucléaire.

Il est plus voisin de celui des Orthoptères, de celui par exemple, de *Zonocerus variegatus* L. décrit par TUZET et ZUBER-VOGELI (1953), qui présente un acrosome effilé ayant à sa base un centrosome antérieur, une tête et un segment intermédiaire filiformes prolongés par un flagelle caudal. Mais la spermie de *Neoheegeria verbasci* présente en outre un fila-

ment chromatique extérieur à la tête qui fait que le spermatozoïde des Thysanoptères a une allure bien spéciale.

L'étude du spermatozoïde ne peut donc fournir aucun renseignement quant à la place que les Thysanoptères doivent occuper dans la classification des Insectes.

C. — Ovogenèse.

L'ovogenèse de *Neoheegeria verbasci* doit être normale puisque la reproduction parthénogénétique de l'espèce est arrhénotoque. Je ne décrirai donc que les premiers stades qui m'ont permis, à la fin de la prophase de la première mitose de maturation, de dénombrer les chromosomes. C'est chez la pronymphe que débute cette prophase. Les deux groupes de gaines ovariennes sont distincts mais celles-ci ne sont pas encore séparées. On distingue cependant dans chacune des deux masses qui constituent l'ovaire quatre rangs d'ovogonies. Leurs noyaux en croissant, curieusement empilés, donnent à la gaine une allure caractéristique (fig. XIII-1). Il semble que chacune de ces ovogonies n'entre en division que quand les ovocytes issus de la précédente ont commencé leur prophase. Comme pour les autres espèces les différents stades de ce début de prophase sont difficiles à analyser. On note un leptotène assez net et un très beau bouquet amphiténique (fig. XIII-2). Au début du pachytène, alors que les éléments du bouquet perdent leur polarisation, les chromosomes deviennent rapidement Feulgen négatifs tandis que commence le grand accroissement. Simultanément, le nucléole grossit beaucoup et se divise.

Dans les gaines ovariennes de la femelle adulte on ne trouve pratiquement plus que des ovocytes au début du stade de grand accroissement. Les extrémités des gaines ont une allure de fuseau effilé qui les différencie nettement de celles que nous avons rencontrées dans les ovaires d'*Heliothrips haemorrhoidalis*. Les cellules folliculaires se multiplient au fur et à mesure du développement des ovocytes qu'elles entourent. Ceux-ci sont disposés en file, leur vitellus s'accroît selon le processus déjà décrit pour *Heliothrips*. On retrouve des globules vitellins de forme et de dimensions analogues et qui présentent eux aussi les curieuses inclusions en grain de café. Les cellules folliculaires sont nombreuses et forment bientôt autour de l'ovocyte une couche sans lacune. On voit, dans leur noyau circulaire et plat, un réseau chromatique très dense. La membrane

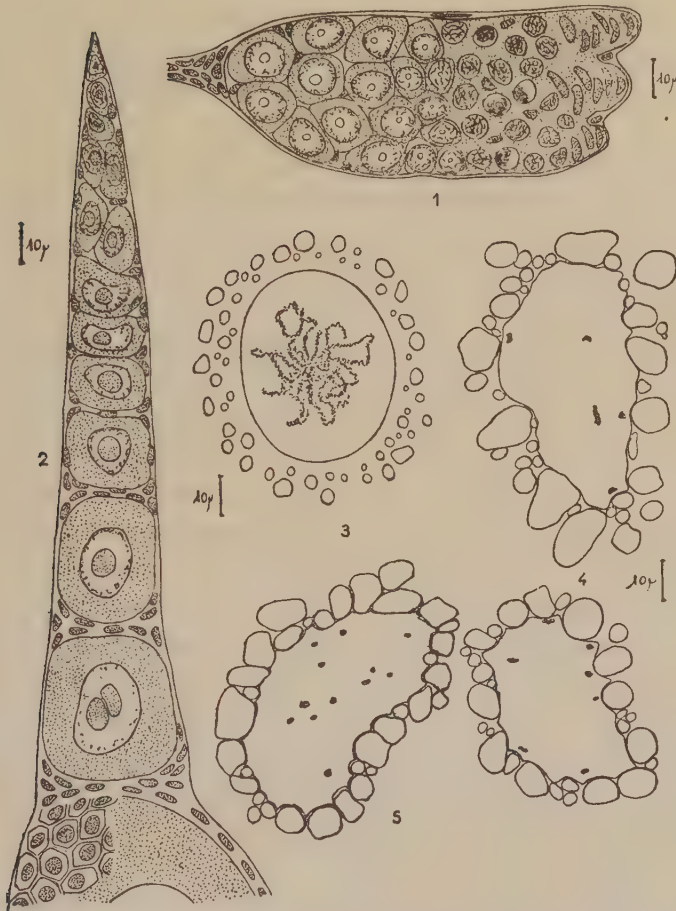


FIG. XIII. — Oogenèse de *Neoheegeria verbasci*.

1. — Gaines ovariques de la nymphe. — On aperçoit seulement 3 gaines du groupe de 4. Ovogonies au repos en forme de croissant. Leptotène, bouquet et pachytène. La lumière de l'oviducte est encore fermée (Bouin-Duboscq-Feulgen).
2. — Gaine ovarique d'une femelle adulte. — Uniquement des ovocytes I au stade de grand accroissement. Cellule de Vernon. Dans l'ovocyte du bas une coupe tangentielle permet de voir la forme de ces cellules folliculaires (Comparer avec l'aspect du chorion, Fig. VIII-5) — (B. D., Feulgen).
3. — Noyau d'un ovocyte I en fin de grand accroissement. (B. D. — hématoxyline).
4. — Noyau d'un ovocyte I en fin de prophase. — Les chromosomes redeviennent Feulgen positifs ; 12 chromosomes (en 2 coupes). (B. D. Feulgen).
5. — Noyau d'un ovocyte I un peu plus avancé que le précédent. — Les chromosomes se rassemblent (B. D. Feulgen).

nucléaire s'épaissit et les cellules acquièrent un contour grossièrement hexagonal (fig. XIII-1).

Elles secréteront, en fin de croissance de l'œuf, le chorion et l'on peut même sous la loupe binoculaire observer à la surface de celui-ci un dessin d'hexagones irréguliers correspondant aux limites des cellules folliculaires.

D'ailleurs, lors de l'éclosion, le chorion se déchirera suivant une ligne brisée constituée par les côtés de certains de ces hexagones. La jeune larve sort en soulevant comme une calotte la partie du chorion qui renferme le micropyle (fig. VI-5).

J'ai suivi au cours du grand accroissement l'évolution du nucléole ainsi que je l'avais fait pour *Heliothrips haemorrhoidalis*. D'abord unique, il grossit et se divise en deux parties lorsque le noyau atteint environ 20 μ de diamètre. On voit peu à peu apparaître 7 ou 8 nucléoles par division irrégulière. Ces fragments globuleux s'allongent et deviennent sinueux comme chez *Heliothrips haemorrhoidalis* mais les cordons ainsi constitués deviennent beaucoup plus longs et beaucoup plus minces avant de se transformer en une poussière d'éléments qui finissent par disparaître dans le suc nucléaire (fig. XIII-3). J'ai vérifié, comme pour l'ovogenèse de l'espèce précédente, qu'il ne s'agit pas du tout de chromosomes Feulgen négatifs en appliquant la méthode des deux colorations successives, d'abord Feulgen vert-lumière pour situer les chromosomes, ensuite hématoxyline ferrique pour les nucléoles. Au moment où les chromosomes apparaissent contre la membrane nucléaire ils sont nettement distincts de la masse nucléolaire qui occupe le centre du noyau et est à ce moment là en train de se fractionner pour disparaître (fig. XIII-4).

Pendant leur spiralisation les chromosomes de *Neoheegeria verbasci* sont beaucoup plus gros que ceux de *Heliothrips haemorrhoidalis*. Cette fin de prophase m'a permis de les compter plusieurs fois, souvent dans des coupes successives du même ovocyte.

Les dénombrements que j'ai effectués m'ont permis de déterminer le nombre haploïde pour *Neoheegeria verbasci*, ce nombre $n = 12$.

Les chromosomes se rassemblent au centre du noyau et la plaque métaphasique se forme. C'est probablement à ce stade que l'œuf est pondu car je n'ai jamais pu trouver d'anaphase dans les ovocytes contenus dans l'ovaire de la femelle. Il est donc possible que, dans le cas de non fécondation de l'œuf pondu, le développement ultérieur soit déclenché par le changement de milieu.

D. — Remarques sur la biologie de *Neoheegeria verbasci*.

a) INAPTITUDE AU VOL.

Quoique nous écartant de nos recherches sur la reproduction de *Neoheegeria verbasci*, nous donnons ici quelques renseignements biologiques qui nous ont paru intéressants sur le mode de vie de cette espèce.

Dans son étude « Mullein Thrips » BAILEY (1939) signale que *Neoheegeria verbasci* se déplace très rarement en volant : « the adulte appear to migrate chiefly by crawling ; they have been observed only rarely to fly ». J'ai essayé de vérifier cette affirmation de la façon suivante.

Au centre d'un petit cristalliseur, j'ai collé au moyen d'une goutte de paraffine un verre de montre de 20 mm de diamètre. L'espace compris entre les bords du verre de montre et le petit cristalliseur est rempli d'eau jusqu'à ce que la surface du liquide affleure les bords du verre de montre. Quelques Thrips, placés sur cette île, la parcourent en tous sens mais ils n'essaient en aucun cas de s'envoler. Placés au grand soleil leur activité augmente, ils étalent leurs ailes, les agitent, effectuent ainsi des bonds mais ne parcourent jamais une distance supérieure à 10 ou 15 mm. Ils finissent par mourir noyés dans l'eau du cristalliseur ou desséchés sur le verre de montre : aucun n'a pu s'échapper.

Je me suis demandé si cette inaptitude au vol n'était pas due à la forme des ailes. Celles-ci sont en effet rétrécies à la partie moyenne affectant la forme d'une semelle. Par ailleurs, comme tous les Tubulifères, *Neoheegeria verbasci* a des ailes sans nervation. Le manque de rigidité résultant de cette conformation devrait donc interdire le vol à toutes les espèces ayant des ailes semblables ; or, il n'en n'est rien : *Haplothrips tritici* Kurdj, qui figure dans la présente étude, et *Haplothrips aculeatus* F. appartiennent à un genre très voisin de *Neoheegeria*, ont des ailes tout à fait semblables à celles de l'espèce qui nous intéresse et volent cependant avec beaucoup de facilité. Chez les Thysanoptères il est donc impossible de déduire l'aptitude au vol d'un examen morphologique.

Un autre exemple est fourni par le cas de *Toeniothrips simplex* Morison. Cette espèce vole très rarement et n'effectue que des déplacements très courts alors que *Toeniothrips vulgatissimus* Haliday est très bon voilier : ce sont pourtant deux espèces très voisines appartenant au même genre.

b) EXTENSION DE L'AIRE DE RÉPARTITION.

Remarquons que *Neoheegeria verbasci* est loin d'être polyphage. Cette espèce est strictement inféodée à *Verbascum thapsus* L. On la trouve mais beaucoup plus rarement sur *Verbascum lychnitis* L., *V. nigrum* L., *V. phlomoides* L. Il semble donc que : la petite taille de l'animal (1,8 mm) ; son inaptitude au vol, le fait qu'il est monophage, soient autant de facteurs peu favorables à l'extension de l'aire de répartition de l'espèce ; or, celle-ci est en train de coloniser l'Amérique du Nord. PRIESNER (1928) la signale dans toute l'Europe centrale, Allemagne, Autriche, Hongrie, Roumanie, Balkans ; BAGNALL (1935) en Angleterre. Il est très probable, qu'outre la France, elle est aussi répandue dans la péninsule ibérique et le bassin méditerranéen. BAILEY (1939), la signale dans de nombreux états des U.S.A. (Californie, Floride, Georgie, Indiana, Illinois, Iowa, Kansas, Maryland, Massachussetts, Michigan, Mississippi, New-York, Caroline du Nord, Ohio, Pensylvanie, Tennessee, Utah et Washington) et au Canada. Il remarque d'ailleurs que dans ces pays, la présence de la plante-hôte n'implique pas forcément la présence de *Neoheegeria verbasci* « the presence of its host does not mean the thrips is present ». Par exemple, dans l'État de Californie, où il fut signalé, on le trouvait en 1939 à l'est de la vallée du Sacramento tandis qu'il n'existait pas sur les *Verbascum* situés à l'ouest du fleuve. BAILEY conclut : « It is quite possible then, that this thrips has been introduced from Europe and has not spread as rapidly as its host in North America ».

Neoheegeria verbasci est donc en train d'étendre très considérablement son aire de répartition en Amérique du Nord. Il m'a paru intéressant de chercher pourquoi, malgré les facteurs défavorables dont je viens de parler, cette espèce colonise un territoire de plus en plus étendu. Il semble que les travaux de B. R. COAD (1931) et ceux de BERLAND sur la faune et la flore de l'atmosphère parus en 1935 dans les *Annales de la Société entomologique de France* puissent fournir les éléments de la réponse à cette question. BERLAND au cours de vols effectués dans les environs de Paris a trainé un filet assez semblable à un filet à plancton. Parmi les insectes capturés on trouve des Thysanoptères, certains d'entre eux à 2.000 m d'altitude. L'auteur remarque que tous les insectes trouvés dans son filet sont « de très petite taille, aucun d'eux ne dépassant 3 à 4 millimètres de longueur et sont de très mauvais voiliers » et il donne

l'explication suivante : « Ces petits insectes sont emportés par les courants ascensionnels ou par les vents, justement parce qu'ils volent mal et ne peuvent offrir aucune résistance... c'est donc bien un véritable plancton qui peut être transporté à des distances considérables ». Cette étude nous fournit donc une explication très plausible de l'extension de l'aire de répartition de *Neoheegeria verbaschi* bien que cet insecte soit de petite taille et ne vole pratiquement pas.

Conclusions.

1. — *Neoheegeria verbaschi* Osborn est une espèce à reproduction parthénogénétique arrhénotoque. J'ai pu, sur ce point, confirmer par des élevages les résultats acquis par SHULL en Amérique et POMEYROL en France.

2. — Il est possible de distinguer les mâles des femelles aux stades nymphe et pronymphe. Cette distinction permet une simplification des élevages.

3. — L'appareil génital externe est analogue à celui décrit pour d'autres Tubulifères. On peut cependant noter des différences de morphologie du pénis.

4. — Les deux testicules contiennent chacun plusieurs cystes (au moins 8).

5. — La première mitose de maturation paraît être équationnelle, il est impossible de distinguer les divers stades de la prophase ni de compter les chromosomes.

6. — La deuxième mitose de maturation est remplacée par l'expulsion d'une masse de chromatine picnotique qui dégénère.

7. — La spermiogenèse a lieu suivant le processus habituel. Le spermatozoïde est caractérisé par une tête très longue et mince. Un filament chromatique émis par le centrosome postérieur proximal s'enroule en spirale à l'extérieur de la tête. Il n'y a pas de spermatozoïdes anormaux.

8. — L'ovogenèse est normale. L'œuf, pondu dans le tomentum du *Verbascum*, est entouré d'un chorion portant des dessins réticulés et présente un micropyle. Le nombre haploïde de chromosomes serait : $n = 12$ chromosomes.

9. — Cette espèce ne vole que très rarement. L'aire de répartition étant cependant très étendue l'insecte est sans doute porté par des courants ascendants avec le « plancton aérien ».

CHAPITRE IV.

TOENIOTHRIPS SIMPLEX MOR.

A. — Historique.

Dans le sous-ordre des Térébrants on cite aussi un cas de parthénogenèse arrhénotoque, celui de *Toeniothrips simplex* Morison (1930) qui avait été redécrit par MOULTON et STEINWEDEN en 1931 sous le nom de *Toeniothrips gladioli*. Cette espèce cause de gros dégâts dans les cultures de glaïeuls aussi bien aux bulbes qu'aux plantes elles-mêmes et rend impossible la vente des fleurs.

Elle cause pour la première fois des dégâts dans l'Ontario (Canada) en 1929. En 1931 on la signale aussi aux États-Unis dans les États de Rochester et Buffalo. Trois ans après 32 États sont infestés. La biologie de cet insecte est alors étudiée par de nombreux entomologistes américains parmi lesquels : SMITH et R. H. NELSON, 1933, qui notent qu'il peut se reproduire par parthénogenèse arrhénotoque, E. A. HERR en 1934 (Ohio) et HOWARD L. MC. KENZIE (Californie). L'animal est aussi signalé en Afrique, en Nouvelle-Zélande, en Australie et aux Iles Hawaï. Cette diffusion s'explique facilement. L'animal se réfugie en hiver sous les écaillés sèches des bulbes. Il peut même se reproduire pendant la mauvaise saison si la température du local où sont stockés les bulbes est voisine de 15° C. L'essor du commerce des bulbes et leur transport à de grandes distances explique donc cette diffusion exceptionnellement rapide.

En France, il fait son apparition en 1937 importé sans doute de Hollande.

En 1946, PUSSARD décrit un *Toeniothrips* qui dévaste les cultures de glaïeuls. Il remarque que cet animal n'est pas exactement semblable à celui décrit par MOULTON et STEINWEDEN sous le nom de *Toeniothrips gladioli* et le nomme provisoirement *Toeniothrips gladiolicola* n'ayant pu observer que des femelles. Il fallait donc vérifier l'une des trois hypothèses suivantes :

— *Toeniothrips gladiolicola* Pussard est une espèce différente de *Toeniothrips simplex* Morison.

Dans le cas où il s'agit de la même espèce :

— la race française thélytoque est différente de la race américaine arrhénotoque ;

— les conditions de milieu étant différentes dans les deux pays, l'espèce, thélytoque en France, est arrhénotoque en Amérique. FLANDERS (1945) a constaté pour *Habrobracon rouxi* un cas analogue. Les femelles de cette espèce élevées à 80° F sur *Aonidiella aurantii* seraient thélytoques, tandis qu'à 90° F elles seraient arrhénotoques ou amphitoques.

B. — Étude systématique et biologique.

En mars 1953, j'ai cherché sous les écailles des bulbes des individus hivernants. Ces bulbes avaient été conservés dans un local clos mais non chauffé durant tout l'hiver. J'ai fixé et coupé un certain nombre de femelles et j'ai eu la surprise de trouver chez plusieurs d'entre elles le réceptacle séminal plein de spermatozoïdes.

La réaction de Feulgen avait fortement coloré les longues têtes donnant à l'intérieur du réceptacle séminal l'aspect d'une pelote de laine en section. Poursuivant aussitôt mes recherches sur des bulbes non encore enfouis qu'un fleuriste obligeant mit à ma disposition, j'ai eu la chance de découvrir un mâle qui me parut être de la même espèce que les femelles que j'avais observées. Je me suis reporté au bon dessin des derniers tergites abdominaux donné par MOULTON et STEINWEDEN lorsqu'ils décrivirent, en 1931, *Toeniothrips gladioli*. Ce dessin concordait avec celui de l'animal que j'avais sous les yeux : les mensurations et la place des soies étaient les mêmes. Toutefois, MOULTON et STEINWEDEN signalent et figurent un peigne peu important sur le bord postérieur du 8^e tergite abdominal et sur les côtés seulement. Or, un examen minutieux m'a permis d'apercevoir ce peigne mais sur toute la longueur du bord postérieur. Les dents y sont disposées irrégulièrement par groupes de 2 ou 3.

D'autre part, j'ai cultivé en pots, à l'abri d'une infestation possible par les Thysanoptères, des bulbes de glaïeuls préalablement dépourvus de leurs écailles et désinsectisés. Au moment où les gaines allaient laisser échapper l'inflorescence j'ai mis sur chacune des plantes une pronympe femelle. J'ai pu observer, quatre jours après, l'apparition des femelles adultes. Au moment où une première larve est apparue sur la plante, c'est-à-dire, suivant les cas, sept à neuf jours après, j'ai supprimé la femelle. J'ai pu ainsi récolter des larves, des pronymphes et des nymphes pour mes coupes et mes frottis. Chez tous ces individus j'ai pu observer dans les testicules des stades de la spermatogenèse. Tous les adultes

obtenus étaient aussi des mâles. Ces élevages étaient faits à l'extérieur. J'avais placé les pots dans des conditions d'exposition différentes de façon à faire varier la température, l'insolation et l'état hygrométrique d'un élevage à l'autre. J'ai aussi procédé à des élevages sur bulbes à des températures différentes. J'ai toujours obtenu des mâles. Il ne semble donc pas qu'on puisse envisager ici, comme l'a fait FLANDERS, une variation de la parthénogenèse en fonction de la température.

Je peux donc conclure que le Toeniothrips qui fait en France des dégâts sur les Glaïeuls est une espèce capable de reproduction parthénogénétique et que cette parthénogenèse est arrhénotoque.

Il y avait donc de fortes chances pour qu'il s'agisse bien de *Toeniothrips simplex*. J'étais cependant arrêté par le fait que PUSSARD (1946) caractérise l'espèce *gladiolicola* en mentionnant des différences de chétotaxie avec *simplex* :

	Soies basales de la nervure principale de l'aile antérieure	Soies du 9 ^e tergite abdominal Extérieures	Intérieures
<i>T. simplex</i>	4 + 3	160 μ	105 à 114 μ
<i>T. gladiolicola</i>	4 + 4	125 à 135 μ	68 à 77 μ

J'ai essayé de récolter en divers endroits des *Toeniothrips* sur glaïeuls. J'ai été surpris par les variations assez considérables de la longueur des soies et de la chétotaxie de ces animaux. Pour les soies basales de la nervure principale de l'aile antérieure, j'ai trouvé comme l'indique PUSSARD une forte proportion de type 4 + 4 (87 %) le reste étant du type 4 + 3. PRIESNER dans son ouvrage « Die Thysanopteren Europas » 1927-28, reconnaît cependant que pour une même espèce cette chétotaxie peut varier et je crois sincèrement que c'est ici le cas. Quant aux dimensions des soies du 9^e tergite j'ai trouvé, au cours de mes mensurations, les limites suivantes :

Soies extérieures.....	120 μ à 137 μ
Soies intérieures.....	95 μ à 107 μ

Ces chiffres sont assez éloignés de ceux de MOULTON et STEINWEDEN pour les premiers, et concordent bien mieux avec ceux de PUSSARD mais, pour les seconds, les conditions sont inversées en grande partie. Il me semble cependant que les différences entre les espèces *gladiolicola* Pussard et *simplex* Morison ne permettent pas de définir deux espèces différentes. On peut tout au plus envisager une forme européenne de l'espèce *Toeniothrips simplex*.

C. — Spermatogenèse.

Toeniothrips simplex étant une espèce arrhénotoque, la spermatogenèse doit être aberrante. Je l'ai étudiée pour comparer la spermatogenèse aberrante d'un Térébrant : *Toeniothrips simplex* Mor. à celle d'un Tubulifère : *Neoheegeria verbasci* Osb.

Comme chez toutes les espèces de Thysanoptères que j'ai étudiées les testicules des mâles adultes de *Toeniothrips simplex* Mor. ne contiennent que des spermatozoïdes. On n'y trouve que quelques rares spermatides au stade d'allongement. L'étude de la spermatogenèse doit donc être effectuée chez la nymphe, la pronymphe et même, pour la spermatogonie, chez la larve. Il est très facile, chez cette espèce, de distinguer les mâles à l'état de nymphe et de pronymphe des femelles à ces mêmes stades. En effet, les quatre gaines renfermant les ébauches des lames de la tarière sont très visibles et ne permettent aucune erreur. Pour les larves aucun caractère vraiment net ne permet une distinction rapide. Ce n'est qu'à force de les observer qu'on finit par différencier aux proportions du corps, à la forme plus ou moins pointue de leur pygidium et à une pigmentation plus légère, une larve mâle d'une larve femelle. Il y a aussi un moyen beaucoup plus sûr de n'avoir que des individus mâles, c'est de prendre des sujets provenant des pontes d'une femelle vierge mise en élevage. On peut d'ailleurs conduire des élevages pendant toute l'année. En hiver sur des bulbes, en été sur des plantes de glaïeuls pourvu que la température ne soit jamais inférieure à 15° C.

1. — APPAREIL GÉNITAL MÂLE.

Les organes génitaux mâles de *Toeniothrips simplex* ne diffèrent en rien du schéma habituel. Deux testicules globuleux situés entre les 7^e et 8^e segments abdominaux, testicules qui ont, comme chez tous les Thysanoptères, une position dorsale. Le canal déférent est un tube dont les parois sont constituées par des cellules à grand noyau. Il reçoit les sécrétions d'une grosse glande accessoire. Les deux canaux déférents se réunissent ensuite pour donner l'ampoule antérieure du canal éjaculateur ; ce dernier, très court, atteint immédiatement la base du pénis.

Il n'y a qu'un seul cyste chez *Toeniothrips simplex*. SHARGA (1933) n'en a vu qu'un seul aussi chez *Toeniothrips vulgatissimus* Haliday.

Cette particularité augmente la difficulté de l'étude cytologique. Au lieu d'obtenir presque tous les stades à la fois on ne trouve dans une même préparation qu'un et rarement deux stades différents. De là, plus de difficultés pour l'intelligence de la suite des transformations des cellules sexuelles.

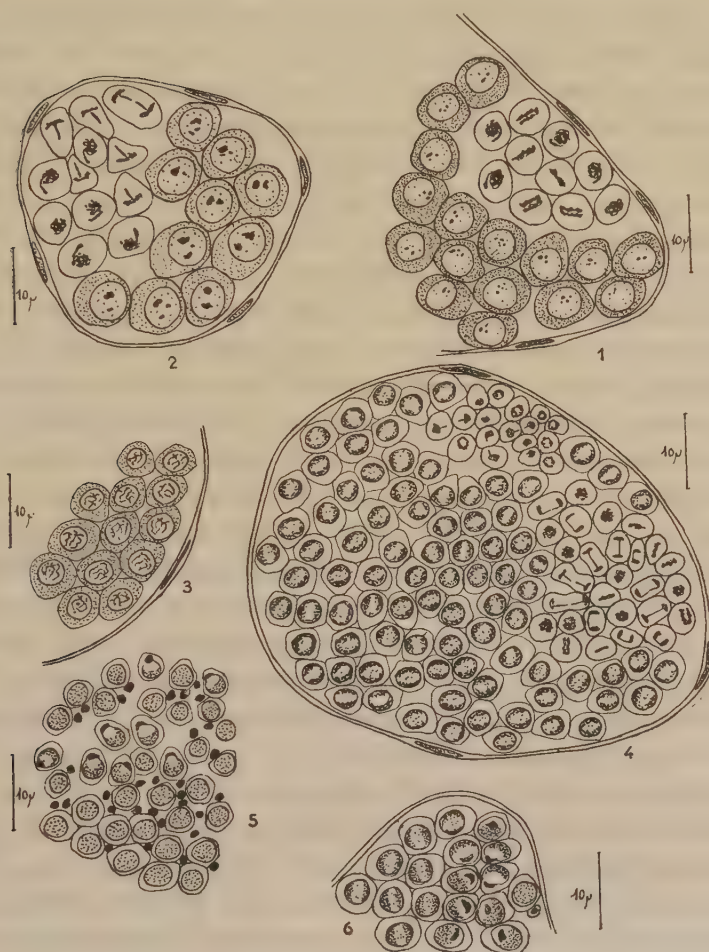
2. — SPERMATOGENÈSE.

C'est à la larve jeune du deuxième stade qu'il faut remonter pour observer la multiplication des spermatogonies. Dans un testicule à peu près sphérique les spermatogonies apparaissent comme des cellules de $5\ \mu$ de diamètre. Au repos le noyau présente un réseau de chromatine assez dense surtout au voisinage de la membrane nucléaire. Un nucléole assez volumineux, bien coloré par le vert lumière, occupe une position excentrique dans ce noyau.

Les divisions de spermatogonies sont normales. Dès leur apparition les chromosomes sont serrés l'un contre l'autre donnant à la plaque métaphasique un aspect compact (fig. XIV-1). Il est évidemment très difficile de procéder à un dénombrement.

Je n'ai jamais pu apercevoir de centrosome. Dès le début de l'anaphase on aperçoit, entre les deux lots de chromosomes, une desmose qui est colorée par la fuchsine basique. Cette desmose s'allonge pendant l'anaphase et se rompt peu avant la fin de celle-ci (fig. 1 et 3, pl. III). Je pense qu'il s'agit du « lagging chromosome » observé par SHULL (1917) et qui est en réalité un hétérochromosome. Des figures tout à fait semblables à celle-ci ont été données par MC CLUNG (1902) et surtout par DAVIS (1908) pour la spermatogenèse, *Dissosteira carolina* L. (Orthoptère) et GRANATA (1910) pour celle de *Pamphagus marmoratus* Burm. (Orth.). Au début de la télophase, l'hétérochromosome commence à se raccourcir et donne à l'ensemble une forme de champignon très caractéristique. Il diminue encore de longueur et, en fin de télophase, on le distingue encore de la masse des autosomes (fig. XIV-2). Cependant lorsque les noyaux des spermatogonies arrivent à un stade de repos il est beaucoup plus difficile à distinguer. Il se présente alors comme une masse sombre à l'intérieur de la membrane nucléaire et non comme un petit noyau connexe à la masse des autosomes ainsi que DAVIS (1908) le signale dans les spermatocytes de *Dissosteira carolina* L.

Il est très difficile d'identifier dans la première mitose de maturation


 FIG. XIV. — Spermatogenèse de *Toeniothrips simplex* Morison.

1. — Testicule d'une larve du 1^{er} stade. — Mitoses spermatogoniales et spermatogonies au repos Prophases et télophases spermatogoniales présentent un long hétérochromosome (Bouin-Duboscq — H F.).
2. — Testicule d'une jeune larve du 2^e stade. — Mitoses spermatogoniales et spermatocytes I au repos (Bouin-Duboscq-Feulgen).
3. — Spermatocytes I en prophase de la 1^{re} mitose (Bouin-Duboscq-Feulgen).
4. — Testicule de larve au 2^e stade. — A l'apex prophases, métaphases, anaphases avec le long hétérochromosome. Vers le haut, stades divers de télophase. (Bouin-Duboscq, Feulgen).
- 5 et 6. — Expulsion de la masse de chromatine pienotique (Bouin-Duboscq-Feulgen).

les figures habituelles de la prophase (fig. XIV-3). On peut seulement percevoir des chromosomes longs et flexueux, également répartis dans tout le noyau, qui paraissent s'épaissir en se raccourcissant. Il ne m'a pas été possible d'observer de stade de synapsis ou de bouquet. La plaque métaphasique est épaisse et les chromosomes qui la composent sont

serrés, formant une masse compacte où il est impossible d'effectuer une quelconque numération.

L'anaphase montre encore un hétérochromosome en retard qui s'allonge encore plus que lors des mitoses spermatogoniales (fig. XIV-4; fig. 4, pl. III). L'ensemble des deux hétérochromatides peut ainsi attendre avant de se diviser une longueur égale à trois fois le diamètre des plaques anaphasiques, c'est-à-dire 7 μ . Ici l'hétérochromosome occupe une place nettement périphérique et la fin de l'anaphase vue de profil affecte la forme d'une équerre dont le petit côté est constitué par la masse des autosomes, le grand par l'hétérochromosome. Dans les métaphases vues de profil la plaque est à l'équateur d'une sphère réfringente mais je n'ai pas pu voir le centrosome dans cette division.

A la télophase, l'hétérochromosome rejoint les autosomes et se confond avec eux, en une masse arrondie, irrégulière et creuse de 2,5 μ de diamètre (fig. 4-B, pl. III). La chromatine devient peu à peu moins dense et le noyau du spermatocyte II augmente de volume et atteint 3 μ . C'est alors que, très rapidement, une partie de la chromatine devient picnotique et se porte à un pôle (fig. XIV-5 et 6). Elle prend alors une forme globuleuse irrégulière tandis que le noyau devient légèrement ovoïde. L'un de ses pôles, le plus petit, est occupé par de la chromatine picnotique tandis qu'au pôle opposé se groupe une chromatine qui paraît être en réseau (fig. 5, pl. III).

Cette chromatine est cependant beaucoup plus colorable par le Feulgen ou par l'hématoxyline ferrique que la chromatine au repos. Ce n'est donc pas une véritable mitose qui vient de se produire mais plutôt un remaniement de la chromatine provenant de la télophase de la première mitose. La masse picnotique est alors évacuée avec très peu de cytoplasme. L'autre partie du noyau se referme et la membrane nucléaire reparait puis la chromatine se répartit également dans ce nouveau noyau tout en restant cependant plus dense à la périphérie. Il s'écoule très peu de temps entre la prophase de la première mitose de maturation et le stade dont je viens de parler. En effet le testicule de *Toeniothrips simplex* n'a qu'un seul cyste et il m'est cependant souvent arrivé de trouver tous les stades réunis dans une même coupe.

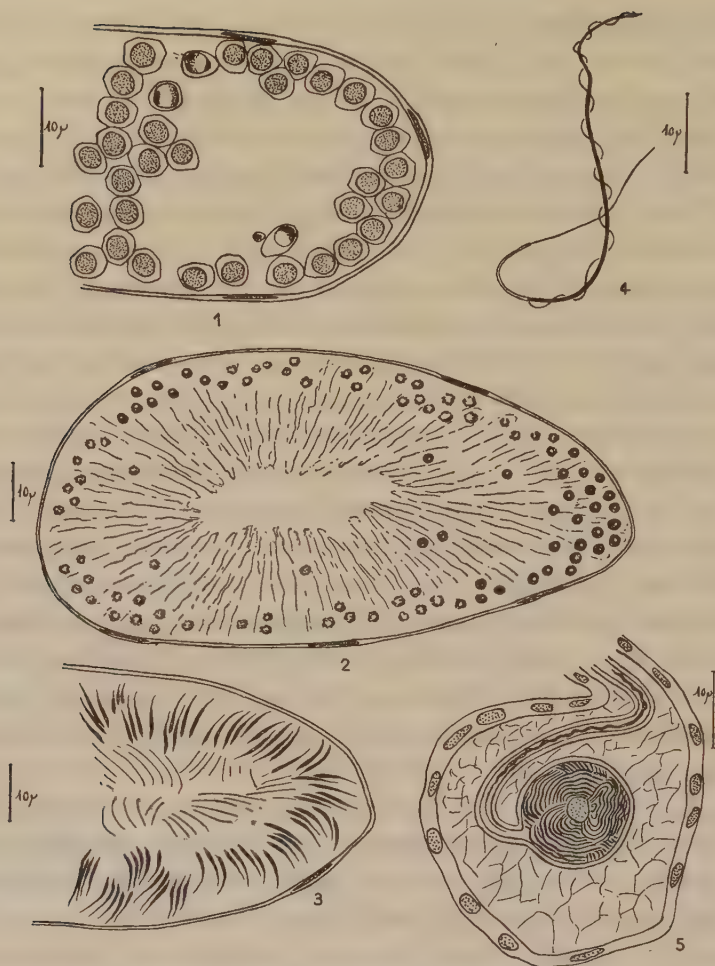
Au moment de la séparation des deux lots de chromatine, le noyau s'était placé au bord de la membrane du spermatocyte II. Il conserve cette position pendant tout le reste de la spermatogenèse. Le cytoplasme va s'allonger et former peu à peu par rapport au noyau une sorte de queue

de comète. Au moment où va se produire la mue de la larve du 2^e stade, on observe donc dans l'unique cyste du testicule, deux sortes de figures. Les unes à noyau compact entouré de très peu de cytoplasme vont dégénérer, les autres, à noyaux plus clairs, sont les jeunes spermatides (fig. XIV-5). Les noyaux de ces spermatides vont se porter contre la paroi de l'unique cyste qui constitue le testicule, les queues cytoplasmiques convergeant vers le centre. Le testicule présente cet aspect au stade pronympe, à la fin de ce stade le noyau des spermatides diminue de volume tandis que la chromatine qu'il contient devient de plus en plus compacte (fig. XV-2). Nous retrouvons des spermatides qui présentent le même aspect que celles de *Neoheegeria verbasci* : noyau sphérique de chromatine compacte de 1 μ de diamètre présentant une masse excentrique non colorable par la fuchsine basique. Il convient cependant de noter que dans la spermatide de *Toeniothrips simplex*, la masse formée par le rejet cytoplasmique est plus longue que celle que nous avons déjà observée chez *Neoheegeria verbasci*. La spermiogenèse paraît être semblable chez les deux espèces, donnant en fin de compte un spermatozoïde de même dimension (fig. XV-3 et 4). On retrouve encore le filament chromatique enroulé autour de la tête et simulant une membrane ondulante. Cependant le segment intermédiaire paraît plus court, 10 μ , ainsi que l'acrosome.

La comparaison des spermatozoïdes de Neoheegeria verbasci et de Toeniothrips simplex, espèces aussi éloignées systématiquement l'une de l'autre, permet de supposer que dans tout l'ordre des Thysanoptères, on trouve des spermies à peu près semblables.

3. — SPERMATOPHORE (fig. XV-5).

Si l'on examine le réceptacle séminal chez la femelle de *Toeniothrips simplex* on observe une paroi de cellules aplaties qui, de toute évidence, ne sont pas sécrétrices. Le réceptacle a la forme d'une sphère et il est relié à l'atrium génital par un canal qui débouche dans la partie de la sphère située vers la tête de l'animal. Lorsque la femelle est fécondée, la cavité du réceptacle séminal est occupée par un unique spermatophore. Aucun auteur n'a encore signalé la présence d'un tel dispositif chez les Thysanoptères ; seul JORDAN (1889) donne un dessin très imprécis du réceptacle séminal où il dessine ce qui est le spermatophore mais il n'en parle pas dans le texte.

FIG. XV. — Spermatogenèse de *Toeniothrips simplex*.

1. — Testicule de pronympe. — Dernières expulsions de chromatine picnotique. — Jeunes spermatides au repos (Bouin-Duboscq-Feulgen).
2. — Testicule de jeune nymphe. — Les noyaux de spermatides se sont portés à la périphérie du testicule (cyste unique).
3. — Testicule de nymphe. — Allongement des spermatides (B. D. — Feulgen).
4. — Spermatozoïde de *Toeniothrips simplex*. — (Comparer à celui de *Necheegeria verbasci* — Fig. XII-1).
5. — Réceptacle séminal de *Toeniothrips simplex* (comparer avec celui de *Sericothrips staphilinus*, fig. XXI 2) — Spermatophore unique — Un spermatozoïde visible dans la lumière de la queue du spermatophore — (B. D.-Feulgen).

Autour d'un nucleus Feulgen positif, les spermatozoïdes sont enroulés en pelote. Cette pelote est entourée d'une capsule sphérique à laquelle aboutit un prolongement tubulaire qui s'engage dans le canal afférent du réceptacle séminal. Capsule et prolongement sont composés d'une sécrétion réfringente très colorable au vert lumière.

J'ai été tenté au début de voir dans ce spermatophore un artéfact de préparation, le fixateur ou l'hydrolyse de la coloration de Feulgen ayant pu détacher de la paroi du réceptacle séminal une sécrétion de celui-ci. Cependant trois arguments peuvent être opposés à cette hypothèse :

— les cellules de la paroi du réceptacle séminal n'ont pas l'allure habituelle de cellules sécrétrices.

— la partie tubulaire décrit toujours un demi-cercle autour de la capsule du spermatophore avant de s'engager dans le canal afférent.

— j'ai observé des spermatophores de même forme mais plus petits chez la femelle de *Sericothrips staphilinus*. Il n'y a plus alors un seul spermatophore mais souvent au moins une dizaine dans un même réceptacle séminal (fig. XXI-2).

Sur une trentaine de femelles de *Toeniothrips simplex* et sur de nombreuses autres de *Limothrips denticornis*, *Aptinothrips rufus*, *Toeniothrips inconsequens*, j'ai pu observer les mêmes spermatophores uniques. Il semble que l'insecte n'est fécondé qu'une seule fois puisqu'il n'est plus possible d'introduire d'autres spermatophores dans le réceptacle séminal. D'ailleurs on n'observe jamais de déhiscence de la capsule comme nous le verrons chez *Sericothrips staphilinus*. Les spermatozoïdes passent un à un dans la lumière du tube pour aller féconder les ovocytes au moment de la ponte.

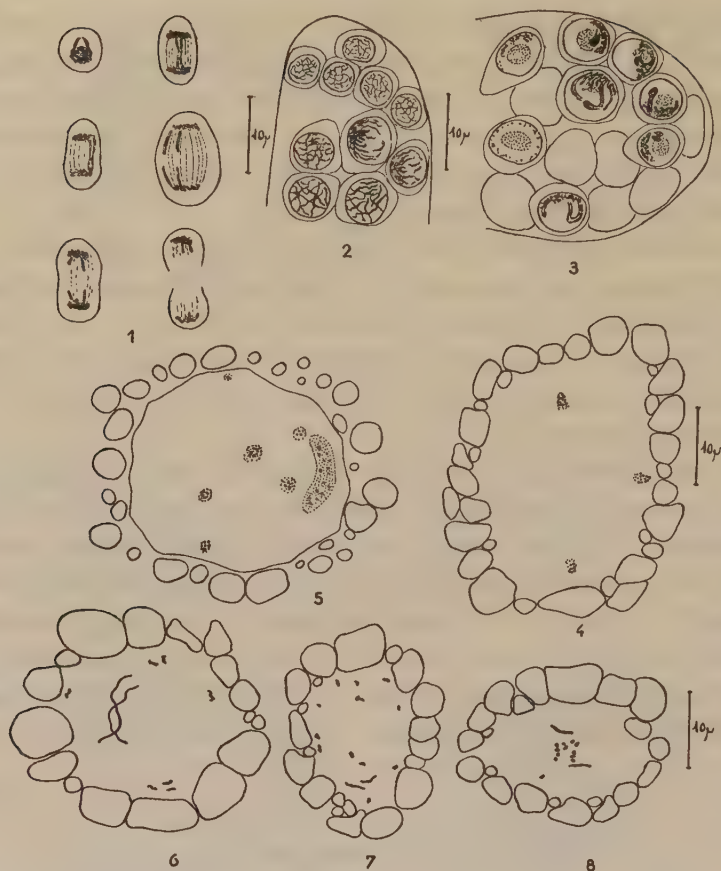
D. — Ovogenèse.

L'ovogenèse de *Toeniothrips simplex* est normale au même titre que celle de *Neoheegeria verbasci* puisqu'il s'agit encore d'une espèce à reproduction parthénogénétique arrhénotoque. L'étude de cette ovogenèse m'a permis de compter le nombre de chromosomes de l'espèce mais surtout de découvrir ainsi que nous allons le voir, deux gros hétérochromosomes. Ceux-ci nous permettront :

1° de conclure que, chez les Thysanoptères, la femelle est probablement homogamétique ;

2° d'expliquer le cycle chromosomique du mâle ainsi que le mécanisme de la spermatogenèse.

C'est chez la jeune larve du deuxième stade que l'on trouve les dernières mitoses ovogoniales. Celles-ci sont très intéressantes à observer : en effet, dès la métaphase, une vue polaire permet de noter deux gros hétérochromosomes dépassant de la plaque équatoriale. L'anaphase

FIG. XVI. — Oogenèse de *Toeniothrips simplex*.

1. — Mitoses ovogoniales. — Pendant toute la durée de la mitose on observe nettement deux longs hétérochromosomes (B. D.-Feulgen).
 2. — Ovaire de jeune larve du 2^e stade. — Leptotène et bouquet (B. D.-Feulgen).
 3. — Ovaire de larve 2^e stade. — Évolution du bouquet. Les deux hétérochromosomes paraissent dès le début côte à côte et s'épaississent (ovocyte du bas). (B. D.-Feulgen).
 4. — Fin du stade de grand accroissement (B. D.-Feulgen).
 5. — Stade plus avancé que le précédent (B. D.-Feulgen).
 6. — Les chromosomes deviennent complètement Feulgen positifs. (Les deux longs hétérochromosomes sont dans des plans différents). (B. D.-Feulgen).
 - 7, 8. — Fin de prophase, formation de la plaque équatoriale métaphasique (B. D.-Feulgen).
- NOTA. — Les figures 4, 5, 6 ne représentent qu'une seule coupe du noyau, d'autres chromosomes étant contenus dans des coupes voisines.

ressemble à celles que nous avons observée pour les spermatogonies et les spermatocytes I. Les autosomes forment une masse compacte et on voit très nettement non pas un mais deux longs hétérochromosomes qui donnent à la figure une allure très caractéristique (fig. XVI-1). A la téléphase, ces deux hétérochromosomes perdent de leur longueur et s'intègrent au lot des autosomes.

La prophase de la première mitose de maturation forme des figures beaucoup plus nettes que celles des autres espèces. Le stade leptotène ne présente pas de particularité. Mais bientôt les chromosomes épaississent et vraisemblablement s'unissent puis forment le bouquet amphiténique (fig. XVI-2). On voit alors très distinctement une boucle beaucoup plus longue et plus épaisse que les autres : cette boucle est double et correspond aux deux hétérochromosomes. Il est facile de suivre leur évolution (fig. XVI-3). Le fond des boucles s'épaissit formant une véritable tête tandis que les autosomes se raccourcissent beaucoup, restant contre la membrane nucléaire qu'ils tapissent. Cette figure très caractéristique se retrouve facilement chez presque toutes les larves du 2^e stade. Le nucléole qui devait être jusque là au point de convergence des chromosomes, grossit rapidement et « émerge » du bouquet. *Il augmente de volume tandis que les chromosomes perdent peu à peu leur acide thymonucléique* et c'est le début du stade de grand accroissement semblable à celui que j'ai déjà décrit pour les deux espèces précédentes. Toutefois, lorsqu'à la fin de ce stade les chromosomes reprennent leur colorabilité à la fuchsine basique, j'ai pu observer chez *Toeniothrips simplex* un phénomène assez intéressant. Les chromosomes sont des masses assez grosses (fig. XVI-4) bien colorées par le vert-lumière et qui présentent à leur surface de fins organites très réfringents et Feulgen positifs. Ces organites se rapprochent les uns des autres au fur et à mesure que la partie centrale du chromosome se résorbe (fig. XVI-5) et finissent par se joindre pour donner une figure semblable à celles que nous avons déjà décrites.

Les deux longs hétérochromosomes sont très apparents (fig. XVI-6) et c'est la préparation de la métaphase (fig. XVI-7 et 8). J'ai pu compter pour *Toeniothrips simplex*, $n = 14$ dont 2 hétérochromosomes.

Conclusions.

1. — *Toeniothrips simplex* Morison (Thrips du glaïeul) a été introduit en France vers 1937. Il est originaire d'Australie.

2. — Il se reproduit par parthénogenèse arrhénotoque. On peut l'élever pendant toute l'année, en hiver sur bulbe, si la température n'est jamais inférieure à 15° C.

3. — Le testicule n'a qu'un seul cyste.

4. — La spermatogenèse présente la même aberration que celle de *Neoheegeria verbasici*. La première mitose paraît équationnelle. La deu-

xième est remplacée par l'expulsion d'une masse de chromatine picnotique.

5. — Pendant tout le cours de la spermatogenèse on observe aux anaphases un long hétérochromosome.

6. — Le spermatozoïde est analogue à celui de *Neoheegeria verbasci*.

7. — Chez la femelle de *Toeniothrips simplex* ainsi que chez beaucoup d'autres Thripidae on trouve dans le réceptacle séminal un spermatophore unique.

8. — L'ovogenèse est normale. Cependant on observe dans les mitoses de maturation deux hétérochromosomes. Le sexe femelle serait donc monogamétique chez les Thysanoptères.

CHAPITRE V.

LIMOTHRIPS DENTICORNIS HAL.

En 1930 PUSSARD RADULESCO signale chez cette espèce un cas possible de parthénogenèse arrhénotoque; d'autre part, fait peut-être unique dans la série entomologique, l'accouplement aurait lieu seulement au moment où la femelle est encore à l'état de nymphe, le mâle adulte ne s'accouplant jamais avec une femelle adulte. Deux faits aussi dignes d'intérêt m'ont incité à entreprendre l'étude de la biologie et de la cytologie de cette espèce.

A. — Biologie.

C'est dans un champ d'orge dépendant de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier que j'ai pu observer le 20 avril 1953 les premières femelles sortant d'hibernation. L'orge a alors 35 cm de hauteur. Les femelles se trouvent presque uniquement dans la gaine qui enveloppera le jeune épi. Les premiers œufs ont déjà été pondus. Il m'a été impossible à cette époque de trouver des mâles et cependant les coupes fixées au Bouin Duboscq et colorées au Feulgen vert-lumière ont montré dans le réceptacle séminal de ces femelles des spermatozoïdes.

Les premières éclosions ont lieu le 2 mai; 11 jours après apparaissent

les pronymphes et 4 jours plus tard les adultes. Il semble que la femelle ne pondre dans une même gaine qu'une vingtaine d'œufs parmi lesquels cinq ou six seulement donnent des mâles, puis elle passe dans une autre gaine où elle crée une nouvelle colonie et ainsi de suite ; les ovaires d'une femelle contenant environ cent œufs.

J'ai pu vérifier, en outre, que les premiers œufs pondus donnent une forte proportion de mâles. Pour cela, j'ai isolé plusieurs épis non infestés. Sur chacun d'eux une femelle avait été placée pendant deux jours seulement. Au bout de vingt jours, toutes les larves issues de ces pontes ont atteint le stade pronympe. J'ai noté 80 % (26 sur un total de 32) de pronymphes mâles faciles à distinguer des pronymphes femelles qui, seules, présentent des fourreaux alaires. Cette constatation confirme celle déjà faite par PUSSARD RADULESCO (1931). Cependant, bien que les œufs pondus par la suite donnent une très forte proportion de femelles, on en trouve qui donnent encore des mâles. La preuve est fournie par le fait que j'ai trouvé assez fréquemment des colonies en fin d'évolution comprenant : des femelles adultes qui venaient d'éclore ainsi qu'en témoignait leur faible pigmentation, des femelles adultes plus âgées provenant de la même ponte, des nymphes, mâles et femelles et même des pronymphes mâles.

D'autre part, j'ai trouvé sans aucune interruption dans le même champ des colonies à tous les stades depuis le 18 mai jusqu'au 13 juin, date à laquelle l'orge a mûri et les gaines se sont desséchées. J'ai constaté que l'évolution des pontes va de pair avec celle de la plante-hôte, si bien qu'à l'aspect extérieur d'une tige d'orge on pouvait dire, à peu près sûrement, à quel stade se trouvait la colonie de Thysanoptères qu'elle contenait.

A partir du 13 juin, j'ai cherché dans des gaines de Blé voisinant le champ d'Orge où j'avais commencé mes observations. Les gaines contenaient des colonies à divers stades. A ce moment les graminées spontanées étaient trop avancées et mûres elles aussi. Je n'y ai jamais trouvé un seul *Limothrips denticornis*. Sur quelques pieds verts d'*Hordeum murinum* v. *leporinum* Link. je n'ai vu que *Limothrips angulicornis* Jabl. J'ai cependant pu suivre jusqu'au 1^{er} juillet les colonies rencontrées sur Blé. Il n'y a pas des séries de pontes donnant à la fin de chaque mois de nouvelles colonies, mais des pontes continuelles sur des graminées choisies de telle façon que le stade adulte soit obtenu pour tous les individus de la colonie lorsque le végétal mûrissant se desséchera. *Il est assez*

probable que le réflexe de ponte est déclenché par la nature des aliments ingérés, celle-ci variant sans cesse pendant la croissance de la plante et particulièrement pendant la formation de l'épi.

B. — Nombre annuel de générations.

En Suède, JOHANSSON, en 1938, dans une étude sur les Thysanoptères des Graminées, cite *Limothrips cerealium* Hal. et *Limothrips denticornis* Hal. Ces deux Thrips sont très abondants mais leur nombre diminue considérablement lorsque la moyenne des températures tombe au-dessous de — 3° C en hiver. Les femelles hibernantes de *L. cerealium* sont sexuellement mûres à leur sortie d'hibernation et pondent dans les feuilles de blé. Les adultes de première génération paraissent au moment où le blé a fleuri. Les femelles pondent dans les épis. Les adultes de deuxième génération paraissent au bout d'un mois et restent sur le blé jusqu'à la moisson. Une troisième génération partielle se développe sur d'autres plantes. Si la première génération se développe tard à cause d'un temps défavorable, les adultes abandonnent le blé mûr pour des blés de printemps, l'avoine ou occasionnellement l'orge, et, lorsque ceux-ci commencent à se dessécher ils entrent en hibernation, ce qui arrive généralement vers la fin août ou début septembre. L'auteur ajoute que *Limothrips denticornis* a une biologie semblable, donc deux générations et parfois une troisième partielle. Je crois que cette affirmation est peut-être un peu hâtive car bien qu'appartenant au même genre ces animaux ont une biologie différant au moins sur un point : *Limothrips denticornis* ne pond pas sur les épis mais uniquement dans les gaines ; c'est, comme nous allons le voir, un animal qui doit satisfaire son thigmotropisme. Je compte étudier en détail la biologie de *L. cerealium* dans notre région, la comparer à celle de *L. denticornis*, savoir ainsi dans quelle mesure on peut adopter pour la Suède les conclusions de JOHANSSON (1938) et attribuer, dans ce pays, deux générations à *L. denticornis*.

En Russie, KURDJUMOW (1913) et, à Poltawa, ZNAMENSKY parlent aussi de deux générations.

En Allemagne, VON CETTINGEN, en 1936, a étudié les Thysanoptères des Graminées et en particulier *Limothrips denticornis*. L'auteur constate que cette espèce présente une seule génération en été, mais peut en avoir une seconde si l'automne est particulièrement humide. Cette observation a été faite sur les rives de la Warthe, petit cours d'eau de Prusse.

En France, PUSSARD RADULESCO (1934) élève à Saint-Genis Laval près de Lyon, des femelles de première génération mais n'obtient pas de larves jusqu'en novembre. Cet auteur conclut que *Limothrips denticornis* présente une seule génération par an. Les femelles sexuellement mûres, qui sortent d'hibernation, donnent quatre séries d'adultes qui apparaissent à la fin des mois de mai, juin, juillet et août. Les mâles disparaissent, tandis que les femelles issues de ces quatre séries pénètrent dans le sol pour hiberner.

A Montpellier, j'ai observé sur Orge, puis sur Blé et sur un Sorgho, le « Sudan grass », des colonies à tous les stades du 10 mai au 18 juin. Les premières pontes donnent en effet des mâles, les femelles apparaissant par la suite. Cependant, il ne faut pas être trop absolu et, ainsi que je l'ai déjà dit, j'ai trouvé des colonies issues d'une femelle unique et présentant à un certain moment à côté des femelles adultes de première génération, des mâles au stade nymphe et même pronympe. J'ai même observé des mâles parmi les derniers individus récoltés avant la dessiccation des gaines de Blé. Il n'est donc pas question de la disparition rapide des mâles avant l'éclosion des femelles adultes, entraînant la nécessité de la fécondation de celles-ci au stade nymphe.

J'ai cherché la deuxième génération automnale dont parle von ETTINGEN (1936), mais dans le Midi méditerranéen, l'automne est trop sec pour la permettre, ce qui vérifie l'assertion de cet auteur relative à l'influence de l'humidité sur le nombre de générations de cette espèce. Je crois donc que, pour la plus grande partie de la France, on peut conclure avec PUSSARD RADULESCO que *Limothrips denticornis* possède une seule génération annuelle.

D'autre part, tant que j'ai trouvé des femelles dans les gaines foliaires d'Orge, j'ai fait des coupes d'ovaires. Les ovocytes les plus avancés sont toujours au début du stade de grand accroissement, même pour les dernières femelles trouvées (5 juillet). Il ne semble donc pas qu'il puisse y avoir une ponte avant la diapause.

C. — Accouplement précoce des femelles.

A la suite de PUSSARD RADULESCO, j'ai vu au binoculaire, soit dans une lame à concavité, soit dans des gaines entr'ouvertes, les accouplements de mâles adultes avec des nymphes femelles. J'ai pu aussi observer que les mâles adultes, mis en présence de femelles adultes, ne s'accou-

plent pas. Or, la nymphe est recouverte d'une enveloppe qui ne laisse pas d'ouverture aux voies génitales. J'ai donc examiné successivement des nymphes avant et après un accouplement. L'examen des figures représentant le pygidium montre clairement la différence. Dans le cas d'une nymphe vierge (fig. XVII-1 et 2) on observe au niveau du 9^e sternite quatre cônes adjacents. Ces quatre cônes correspondent aux quatre lames de la tarière que l'on aperçoit aisément par transparence. Le vagin de la nymphe se situe évidemment dans l'axe de cet appareil. Dans le cas d'une nymphe déjà accouplée on voit nettement que les deux cônes correspondant aux deux lames antérieures de la tarière ont été écartés pour permettre le passage du pénis (fig. XVII-3). Il y a eu aussi déchirure de l'enveloppe nymphale au niveau de l'ouverture du vagin. Cet écartement et cette déchirure de l'enveloppe sont le fait de deux lobes latéraux du pénis ou peut-être de deux fortes protubérances terminées par une puissante épine. Ces deux protubérances sont situées sur le 9^e tergite abdominal du mâle, c'est-à-dire très peu en avant du pénis qui est dirigé lui aussi vers le haut (fig. XVII-4). L'accouplement se produit en effet chez cette espèce comme chez tous les Térébrants. Le mâle se fixe sur le dos de la femelle et, comme il est plus court que celle-ci, c'est latéralement qu'il courbe son abdomen pour atteindre de son pénis dirigé dorsalement l'entrée des voies génitales de la femelle. C'est à ce moment sans doute que les deux épines cornées jouent le rôle dont je viens de parler.

J'ai tenu à vérifier que cet accouplement était bien suivi d'une fécondation. A cet effet, j'ai fixé des nymphes aussitôt après et j'ai effectué une série de coupes pour examiner le réceptacle séminal. J'ai trouvé chez toutes les nymphes accouplées un réceptacle séminal garni de spermatozoïdes (fig. XVII-5). Ceux-ci sont en désordre dans le cas d'un accouplement récent mais, au bout de quelques heures, ils paraissent se rassembler et prennent l'aspect d'une pelote. La fécondation est donc bien effective.

Il est cependant curieux de constater que cette fécondation a lieu chez une femelle qui n'est pas sexuellement adulte. D'autre part, il n'y a guère de différence entre l'appareil génital de la nymphe et celui de la femelle récemment éclos. J'ai même observé, comme nous le verrons par la suite, des ovocytes plus développés chez certaines nymphes que chez des jeunes femelles.

Il est intéressant de noter que, tandis que certains appareils changent beaucoup lorsqu'on passe de la nymphe à l'imago (ailes, antennes et tube

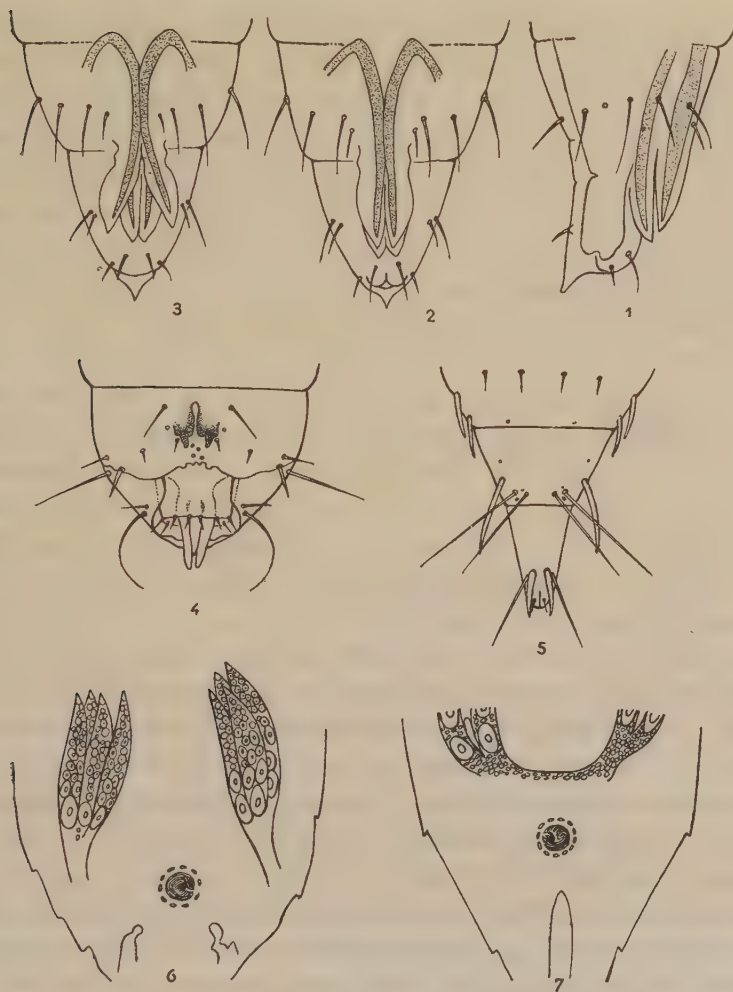


FIG. XVII. — *Limothrips denticornis*.

1. — Pygidium de nymphe femelle vu de profil.
2. — Pygidium de nymphe femelle (vue ventrale).
3. — Pygidium d'une nymphe fécondée. — On aperçoit très nettement les lames antérieures de la tarière écartées par le passage du pénis.
4. — Pygidium du mâle (vue dorsale).
5. — Pygidium de la femelle (vue dorsale).
6. — Abdomen de nymphe après fécondation. — On aperçoit le réceptacle séminal garni de spermatozoïdes. Les deux groupes de quatre gaines ovariques sont encore séparés (Bouin-Duboscq-Feulgen).
7. — Abdomen de jeune femelle adulte. (Bouin-Duboscq-Feulgen).

digestif par exemple), on n'enregistre pas de modifications sensibles de l'appareil génital.

J'ai fait une série de coupes de ces femelles afin d'examiner leur appareil génital. Le réceptacle séminal contient toujours ses spermato-

zoïdes. Les gaines ovariques sont toujours en deux groupes de quatre, chacun de ces groupes étant tout près des pleures abdominales. Les ovocytes les plus évolués sont au début du stade de grand accroissement (fig. XVII-7). Les deux oviductes qui collectent le produit des gaines ovariques sont obturés par une masse de cellules. L'évolution définitive de cet appareil génital se fera pendant la quiescence qui, dans nos régions, dure de la fin juin au début avril de l'année suivante. Les coupes effectuées dans des femelles adultes récoltées avant leur diapause m'ont montré, en effet, que cette évolution avait très peu progressé depuis l'éclosion.

Pour expliquer le fait que les premiers œufs pondus par la femelle sortant de quiescence donnent des mâles, PUSSARD-RADULESCO pense que l'espèce serait arrhénotoque. Il est assez difficile, avec une espèce présentant une seule génération par an et un long repos dans le sol, de faire des élevages pour suivre une reproduction parthénogénétique. Il faut remarquer d'ailleurs, puisque cette espèce est peu parasitée et a un petit nombre de prédateurs, que c'est pendant l'hibernation que les mauvaises conditions rencontrées dans la nature doivent être la cause d'une mortalité considérable, seule capable de rétablir l'équilibre biologique.

Donc, outre leur longueur, ces élevages au laboratoire risquent d'être désastreux à cause de la difficulté à doser convenablement l'humidité du sol pour éviter la dessiccation ou la moisissure. J'ai tout de même entrepris d'isoler des pronymphes femelles. J'ai, d'autre part, fait l'étude de la spermatogenèse afin de la comparer à celle de *Neoheegeria verbaschi*. Ce n'est qu'au printemps 1954 que j'ai pu fixer des larves et des pronymphes. Cependant, il m'a fallu non seulement des larves du deuxième stade mais surtout des larves du premier stade pour trouver les mitoses de maturation de la spermatogenèse. Nous constatons encore une fois la précocité de la maturation des gonades chez le mâle.

Nous pouvons dès maintenant résoudre un problème posé par M^{me} PUSSARD-RADULESCO, lorsqu'elle a étudié cette espèce. Constatant que les premiers adultes issus d'une ponte sont des mâles, elle envisage les deux hypothèses suivantes : « ... ou bien les mâles ont une évolution larvaire plus rapide ou bien ils naissent des premiers œufs pondus par les femelles ». Je crois pouvoir affirmer que c'est la première hypothèse que j'ai pu vérifier et ceci pour deux raisons :

1^o tandis que chez d'autres espèces, les larves du premier stade ne présentent guère que des spermatogonies au repos ou en division, et les

larves du deuxième stade prêtes à nymphoser contiennent seulement de jeunes spermatides, chez *Limothrips denticornis*, dans les testicules des larves du premier stade, on voit tous les stades de la maturation et déjà les deux sortes de spermatides. Le testicule évolue donc très rapidement et, lorsqu'éclosent les premiers mâles adultes, les pronymphes femelles se transforment seulement en nymphes qui seront aussitôt fécondées par ces derniers.

2° Parmi les larves du premier stade prises au hasard dans les gaines j'ai trouvé, une fois mes préparations faites, au moins autant de femelles que de mâles. Il y a donc de fortes chances, sauf différences dans le temps d'évolution embryonnaire, pour que la femelle ait pondu tantôt des œufs devant donner des mâles, tantôt des œufs devant donner des femelles.

Il est donc très probable que l'évolution larvaire des mâles est plus rapide que celle des femelles.

D. — Spermatogenèse.

Dans la très jeune larve du premier stade on trouve des spermatogonies au repos qui ne se distinguent en rien de celles déjà observées chez les mâles d'autres espèces : deux ou trois nucléoles sphériques et une chromatine en réseau très clair. Les mitoses spermatogoniales ont, elles aussi, une allure très habituelle, c'est-à-dire qu'elles présentent des lots compacts de chromosomes qu'il est impossible de dénombrer. Les spermatocytes I passent par une période de repos assez longue. Leur noyau est un peu plus grand que celui des spermatogonies ($3,5\ \mu$) et le nucléole, souvent unique, est plus volumineux. Il est difficile de voir les stades de la prophase de la première mitose. Les noyaux deviennent rapidement très colorables par la fuchsine basique cependant que la membrane nucléaire disparaît. Les plaques métaphasiques sont très nettes et l'anaphase et la télophase faciles à observer (fig. 6, pl. III). Les deux lots de chromatine paraissent de même valeur et l'on ne voit pas le long hétérochromosome « traînant » comme chez *Toeniothrips simplex*. Dès la fin de la télophase, on assiste encore ici à un remaniement de la chromatine semblable à celui que nous avons déjà observé dans la spermatogenèse des autres espèces arrhénotoques. A l'un des pôles du noyau apparaît un amas de chromatine picnotique en forme de ménisque. Ce ménisque donne très rapidement un corps globuleux qui est émis hors du noyau et l'on obtient ainsi deux spermatides :

— l'une à noyau clair ($2\ \mu$ de diamètre) à chromatine en réseau qui va passer par un stade de repos relativement long.

— l'autre à noyau picnotique ($1\ \mu$ de diamètre) entouré de très peu de cytoplasme.

Chez *Limothrips denticornis* ces spermatides à noyau picnotique se groupent par amas de 8 à 10, ceux-ci gagnent la périphérie du testicule. On voit alors cette chromatine perdre peu à peu son affinité pour la

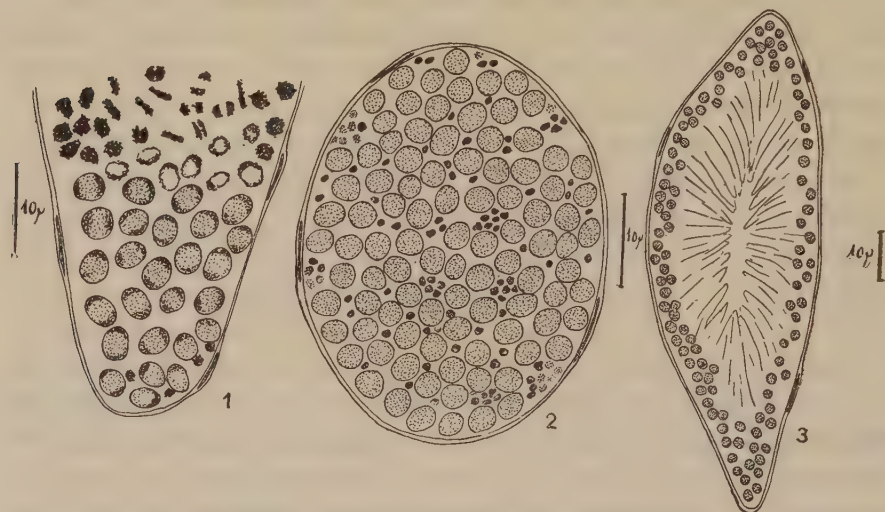


FIG. XVIII. — Spermatogenèse de *Limothrips denticornis* Hal.

1. — Testicule de jeune larve du 1^{er} stade. — En haut première mitose de maturation. — En bas émission de la chromatine picnotique (Bouin-Duboscq, Feulgen).
2. — Testicule de larve du 1^{er} stade. — Deux sortes de spermatides. (B. D.-Feulgen).
3. — Testicule de larve du 2^e stade. — Dans l'unique cyste les noyaux des spermatides sont tous à la périphérie (B. D. Feulgen).

fuschine basique du Feulgen et dégénérer. Cette dégénérescence est encore plus visible ici que chez les autres espèces. On voit comme d'habitude les noyaux des spermatides fonctionnelles gagner la périphérie de l'unique cyste, tandis que les parties caudales constituées par le cytoplasme et le segment intermédiaire, s'allongent et convergent au centre de celui-ci. La spermiogenèse est semblable à celles que j'ai décrites chez *Toeniothrips simplex* et *Neoheegeria verbasci*. Le spermatozoïde est lui aussi analogue à celui de ces dernières espèces.

Il y a donc chez *Limothrips denticornis* une spermatogenèse qui ressemble point par point à celle des autres espèces arrhénotoques. La première mitose donne deux spermatocytes II équivalents. La deuxième

est remplacée par l'éviction d'un lot de chromatine picnotique qui dégénère et la formation d'une seule spermatide fonctionnelle. Cette spermatogenèse est aberrante. Ceci me permet de supposer que *Limothrips denticornis* est vraisemblablement une espèce se reproduisant par parthénogenèse arrhénotoque.

M^{me} PUSSARD-RADULESCO avait déjà pensé qu'il pouvait en être ainsi. Elle écrit en effet après avoir émis des hypothèses pour expliquer l'apparition des mâles adultes avant les femelles. « Ces faits nous portent à croire à une parthénogenèse arrhénotoque type hyménoptère... ». La spermatogenèse aberrante que je viens de décrire apporte un argument de plus à cette thèse.

Il reste à vérifier qu'il s'agit bien là de parthénogenèse arrhénotoque par des élevages de femelles non fécondées. M^{me} PUSSARD-RADULESCO n'a pu terminer les siens. Les miens n'ont pas encore réussi et ceci pour plusieurs raisons.

— Il y a une seule génération par an et les conditions d'hibernation convenables sont difficiles à obtenir. L'hiver 1953-54 a été rigoureux et mes élevages n'ont rien donné au printemps 1954.

— Il faut isoler des pronymphes femelles qui ont un tégument très fragile. Il est difficile de les manipuler sans les blesser même avec le pinceau le plus fin et surtout de les placer dans une gaine où leur thigmotactisme soit satisfait sans qu'elles soient écrasées.

J'espère cependant mener à bien cet élevage et pouvoir confirmer ultérieurement et sans aucun doute possible que *Limothrips denticornis* est bien une espèce à parthénogenèse arrhénotoque.

E. — Ovogenèse.

A quelques détails près l'ovogenèse de *Limothrips denticornis* ressemble à celles que j'ai déjà décrites. Les figures que je donne en montrent les détails.

Dans la larve I on trouve des ovogonies au repos ; elles présentent des noyaux sphériques de chromatine en réseau clair, deux ou trois nucléoles (fig. XIX-1).

Les mitoses ovogoniales sont normales avec des chromosomes très serrés, fuseau et centrosome peu visibles. Il n'y a pas de chromosomes X traînants (fig. XIX-2). La prophase de la première mitose est, elle aussi,

normale ; on voit très nettement les stades leptotène, pachytène et bouquet (fig. XIX-3). A ce dernier stade l'unique nucléole est plus visible que chez les autres espèces. C'est un corps globuleux très réfringent et placé au centre du bouquet assez loin de la membrane nucléaire.

Après le stade bouquet, les chromosomes sont vers la périphérie du noyau et perdent assez rapidement leur affinité pour la fuchsine basique tandis que le nucléole commence à grossir puis se fractionne. Le stade de grand accroissement commence.

Les deux groupes de 4 gaines ovariennes apparaissent chez la pronympe et l'évolution de l'appareil génital femelle paraît se ralentir beaucoup jusqu'au stade adulte ainsi que je l'ai déjà noté.

Cependant, contrairement à ce qui existe chez *Heliothrips haemorrhoidalis*, les cellules folliculaires ne vont pas s'applatissant ; elles sont au contraire pyramidales et globuleuses. Il semble qu'elles s'accroissent pendant la quiescence tandis que le développement de l'ovocyte est arrêté. En effet, au sortir de l'hibernation on remarque que le cytoplasme des jeunes ovocytes n'a pas un contour arrondi mais étoilé, chacune des concavités étant occupée par une cellule folliculaire (fig. XIX-4), alors le jeune ovocyte grossit très rapidement tandis que les cellules folliculaires s'étirent et s'applatissent. Le vitellus élaboré a la même structure que celui que nous avons déjà observé chez les précédentes espèces. A l'intérieur du noyau de l'ovocyte le nucléole se multiplie ; j'ai pu observer l'allongement de nombreux nucléoles en forme de filaments flexueux, moins nombreux cependant que chez *Toeniothrips inconsequens*. Ils arrivent même parfois à former de véritables anneaux. Puis, lorsque l'œuf atteint sa taille maximum, le noyau se rapproche du chorion et les chromosomes redeviennent colorables par la réaction de Feulgen (fig. XIX-5). Ils apparaissent comme d'habitude sous forme de longs filaments sinueux parfois repliés sur eux-mêmes en γ près de la membrane nucléaire. Le noyau est encore très gros ($35\ \mu$) et j'ai pu ainsi, sur des coupes successives d'un même œuf, compter en tout 19 chromosomes (fig. XIX-6). Ceux-ci se raccourcissent et s'épaississent, se rassemblant au centre de la vésicule germinative qui diminue beaucoup ($15\ \mu$). Je n'ai pas observé comme chez *Heliothrips haemorrhoidalis* un dédoublement précoce des chromosomes puisque j'en ai compté 19, à nouveau, au moment de la formation de la plaque équatoriale. J'ai effectué un assez grand nombre de coupes et j'ai pu trouver 7 à 8 fois ce même nombre. On peut donc dire

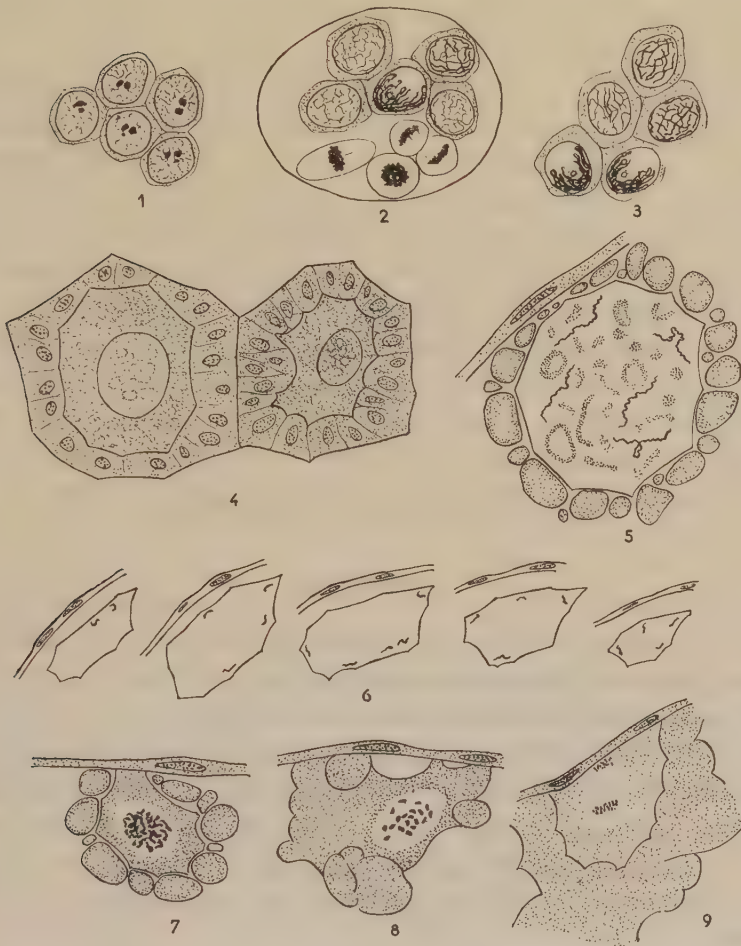


FIG. XIX. — Oogenèse de *Limothrips denticornis*.

1. — Ovogonies au repos (Larve du 1^{er} stade) (Bouin-Duboscq-Hématoxyline).
2. — Ovaire d'une larve au 2^e stade. — Mitoses ovogoniales ; — Prophase de la 1^{re} mitose de maturation ; — Leptotène, bouquet, pachytène (B. D.-Feulgen).
3. — Prophase de la 1^{re} mitose de maturation. — Leptotène, bouquet et pachytène (B. D.-Feulgen).
4. — Ovocytes I. — Femelle sortant d'hibernation. (B. D.-Feulgen).
5. — Ovocyte I — fin du grand accroissement. — Les chromosomes reprennent leur colorabilité. (Feulgen).
6. — $n = 19$ chromosomes. — Cinq coupes successives du même noyau (Feulgen).
- 7 et 8. — Constitution de la plaque équatoriale métaphasique (Fl.-Feulgen).
9. — Emission du premier globule polaire (Fl.-Feulgen).

que *Limothrips denticornis* possède un nombre haploïde de chromosomes $n = 19$ (fig. XIX-7 et 8).

Dès la télophase de la première mitose, on observe des chromosomes beaucoup plus petits, ainsi que j'ai pu le constater lors de l'émission du

globule polaire. Celui-ci est minuscule, il est émis et reste à l'intérieur de l'œuf (fig. XIX-9).

J'ai trouvé dans l'ovaire des œufs contenant un certain nombre de noyaux au repos. Ces noyaux sont de tailles très inégales. Ils sont groupés en amas d'une dizaine dans la partie centrale de l'œuf, certains sont à la périphérie. J'ai trouvé un œuf qui n'en possède qu'un seul mais assez gros et au centre ($18\ \mu$). Par ailleurs, le vitellus de tels œufs paraît avoir évolué. La structure observée chez les œufs plus jeunes a disparu : les globules vitellins se sont réunis formant une masse qui montre en de nombreux points des vacuoles claires. On a l'impression que de tels œufs ont subi dans l'ovaire un début de segmentation probablement parthénogénétique. Ils n'ont pas été pondus parce que la femelle n'a pas trouvé un milieu convenable et ils sont en train de dégénérer. J'ai d'ailleurs pu observer le même phénomène chez *Heliothrips haemorrhoidalis*.

Conclusions.

1. — *Limothrips denticornis* Hal. ne présente dans le Midi de la France qu'une seule génération par an. La femelle hiverne à l'état adulte. Son réceptacle séminale contient des spermatozoïdes.

2. — Le réflexe de ponte est déclenché par l'état du végétal. Les pontes ont lieu au moment où l'épi va se dégager de la dernière gaine. La même femelle peut ainsi fonder successivement plusieurs colonies.

3. — Les mâles adultes apparaissent avant les femelles d'une même ponte. L'évolution larvaire de ces derniers est plus rapide que celle des femelles.

4. — Les femelles sont fécondées au stade nymphe par des mâles adultes. A ce stade leurs ovaires sont encore très peu développés.

5. — *Limothrips denticornis* présente une spermatogenèse aberrante semblable à celles de *Neoheegeria verbasci* et de *Toeniothrips simplex*. Il est donc probable que cette espèce doit se reproduire par parthénogenèse arrhénotoque.

6. — Le testicule n'a qu'un seul cyste.

7. — L'ovogenèse est normale. Le nombre haploïde est $n = 19$ chromosomes.

QUATRIÈME PARTIE

REMARQUES SUR LA BIOLOGIE ET L'ANATOMIE INTERNE
D'AUTRES ESPÈCES DE THYSANOPTÈRES

CHAPITRE VI.

TOENIOTHRIPS INCONSEQUENS UZEL.

Toeniothrips inconsequens Uzel fut décrit pour la première fois d'Europe par UZEL en 1895. Pendant longtemps le mâle de cette espèce ne fut pas connu. En Angleterre (Evesham) COLLINGE trouva, en 1909, un mâle qui fut décrit en 1924 par BAGNALL. En Californie, FORSTER et JONES (1915) et, au Canada, CAMERON et TREHERNE (1918) étudient avec soin la biologie de cet insecte. Dans ces deux derniers pays en effet il cause de graves ravages aux vergers.

A. — Biologie.

Cet insecte ne possède qu'une seule génération par an. Les adultes sortent du sol fin février ou début mars suivant la température. La sortie dure de 3 à 6 semaines. Les femelles pondent sous les écailles des bourgeons de la plupart des arbres fruitiers (pruniers, amandiers, abricotiers, pommiers, poiriers). Cette ponte dure de 4 à 6 semaines pendant lesquelles 100 à 200 œufs sont insérés dans les pièces florales, les jeunes feuilles et même les jeunes tiges. Au bout d'une période d'incubation de 7 à 10 jours, les larves éclosent. Le premier stade dure environ une semaine. La larve du deuxième stade mange beaucoup et l'on aperçoit distinctement par transparence son intestin bourré de pigment chlorophyllien. Il est assez aisé de distinguer cette larve de celle des autres *Toeniothrips*. En effet, elle porte sur le bord postérieur du 9^e segment, 8 fortes dents

chitineuses qui permettent de la déterminer rapidement sous la loupe binoculaire. Lorsqu'elle a atteint sa taille maximum, cette larve se laisse tomber sur le sol, elle pénètre dans les anfractuosités naturelles et descend à une vingtaine de centimètres suivant la consistance du sol. Là elle façonne, à l'aide de son abdomen, une logette fermée où elle va séjourner 10 mois environ. Une première quiescence se produit au stade larvaire de mi-mai à novembre environ, le froid et l'humidité déclenchant la nymphose. Les stades pronympe et nymphe se succèdent rapidement et l'adulte hiverne toujours dans le sol jusqu'à fin février, époque de sa sortie.

J'ai été favorisé par le fait que, comme la larve, l'adulte est facilement déterminable sans montage. Les tarses antérieurs sont, en effet, munis d'une dent caractéristique qui distingue l'espèce de tous les autres *Toeniothrips*.

En Amérique, jamais un seul mâle ne fut signalé ; en Europe il ne semble pas qu'on en ait trouvé fréquemment puisque BAGNALL (1924) lui-même a dû décrire un exemplaire trouvé 15 ans auparavant et PRIESNER (1928) dans sa monographie « Die Thysanopteren Europas » ne donne la description du mâle que d'après celle faite par BAGNALL¹. Bien que j'aie consulté sur ce point de nombreux mémoires je n'ai jamais trouvé de plus amples renseignements sur le nombre de mâles de cette espèce. J'ai donc entrepris l'étude de *Toeniothrips inconsequens* espérant trouver une reproduction parthénogénétique thélytoque. Je pensais que l'on pourrait considérer l'exemplaire capturé par COLLINGE en 1909 comme un mâle résiduel ou bien décrire une race américaine à parthénogenèse thélytoque constante et en Europe une race à reproduction bisexuée voisinant peut-être avec une race parthénogénétique. Cette hypothèse avait d'ailleurs été envisagée par GRANDI (1951) « *l'inconsequens* Uzel, coi maschi, a quanto sembra, rarissimi, diffuso in Europa² e nel Nordamerica... »

Peu de dégâts ont été signalés dans notre région et très souvent à cause du petit nombre d'individus l'insecte passe inaperçu. L'automne 1953 et l'hiver qui l'a suivi ayant sans doute créé des conditions favorables, j'ai été assez heureux pour trouver fin mars 1954, sur un Prunus près du laboratoire de Zoologie de l'École Nationale d'Agriculture de

1. Le professeur H. PRIESNER me signale (*in litt.*, 1955.) qu'il possède quelques échantillons de mâles d'Europe méridionale mais que ceux-ci semblent faire complètement défaut en Europe centrale.

2. Resta a dimostrarsi se la forma europea sia la stessa che vive in America (SILVESTRI 1934).

Montpellier, une pullulation d'adultes de *Toeniothrips inconsequens*. Sur plusieurs centaines d'individus examinés je n'ai pu déceler un seul mâle. J'ai donc fixé et coupé les femelles et j'ai eu la surprise de constater que plus de 30 % d'entre elles étaient fécondées. Le réceptacle séminal contenait un spermatophore garni de sa pelote de spermatozoïdes. Je dois avouer que malgré mon acharnement, je n'ai toujours pas pu découvrir de mâle. Je donnerai plus loin les raisons qui peuvent expliquer mon échec. J'ai alors tenté d'étudier l'ovogenèse en coupant des ovaires de femelles. A partir du 14 avril j'ai pu récolter quelques larves, je les ai fixées, j'ai fait de nombreuses coupes mais en vain. Dans les larves du deuxième stade, au moment où, ayant terminé leur croissance, elles se laissent tomber sur le sol pour s'y enfoncer et entrer en diapause, on ne peut presque rien voir du germe. Les gonades sont, en effet, réduites à une initiale germinale : cellule à gros noyau entouré d'un cytoplasme très granuleux. Je comptais ainsi distinguer les ovogonies des spermatogonies et partant les larves de mâles de celles de femelles mais ce fut impossible. Je pense que comme j'ai pu le remarquer chez l'espèce appartenant au genre *Toeniothrips* (*T. simplex*) que j'ai étudié plus haut, il est possible de distinguer les sexes à la coloration due à un pigment caroténoïde. Ici, il est très net qu'on trouve deux sortes de larves du deuxième stade au terme de leur évolution, les unes jaune orangé, sans doute des larves de femelles si la comparaison avec *Toeniothrips simplex* est valable, les autres très blanches sans doute des larves de mâles. Celle-ci constituent 20 % environ des larves du deuxième stade en fin de croissance.

Il semble que l'on puisse poser en règle que, chez les espèces dont la larve va hiverner dans le sol et entrer en diapause à la fin du deuxième stade, on ne trouve à la fin de la période « trophique » qu'une initiale germinale donc, aucun renseignement sur le sexe de l'adulte qui en résultera car j'ai fait cette constatation non seulement chez *Toeniothrips inconsequens* mais aussi chez *Kakothrips robustus*, chez *Haplothrips tritici* et quelques autres espèces.

On peut donc distinguer dans le développement postembryonnaire de ces espèces deux périodes très différentes : la première où l'animal se nourrit beaucoup mais ne présente absolument aucun développement de ses organes génitaux, la deuxième où il cesse complètement de se nourrir tandis que s'effectuent le développement et la maturation du germe. Ces deux phases sont, au contraire, simultanées chez les espèces qui hivernent à l'état adulte.

B. — Existence des mâles.

Comme je l'ai déjà dit, il est surprenant de trouver 30 % de femelles fécondées alors que les mâles sont considérés comme très rares. Il est certain que ceux-ci doivent exister en nombre bien plus grand qu'on ne le croit communément, mais qu'ils ont une biologie différant de celle des femelles et qu'ainsi on ne capture jamais les deux sexes à la fois. J'ai entrepris l'élevage de cette espèce et, malgré les difficultés et les aleas qu'il comporte, j'espère qu'il me livrera la clé de l'énigme. On peut cependant imaginer que les mâles qui ont hiverné sortent du sol et fécondent les femelles au moment où elles paraissent, mais qu'ils meurent peu de temps après, sans voler vers les arbres fruitiers. Cette hypothèse expliquerait aussi pourquoi on trouve assez peu de femelles fécondées, tandis que chez d'autres espèces elles le sont pratiquement toutes.

Il doit certainement exister chez *Toeniothrips inconsequens* une reproduction parthénogénétique. Si l'on tient compte du nombre de femelles fécondées, du nombre d'œufs que chacune d'elles porte dans ses gaines ovariennes on trouve sur les arbres après la ponte un nombre de larves tel qu'il est à peu près certain que beaucoup d'entre elles proviennent d'œufs non fécondés. Cette parthénogenèse est-elle arrhénotoque ou thélytoque, c'est ce que j'essaierai de déterminer ultérieurement à l'aide des élevages que j'ai entrepris.

D'autre part, je me propose de demander des femelles fixées provenant des U.S.A. et ceci pour deux raisons :

— Compter les chromosomes afin de comparer cette garniture à celle des femelles françaises.

— Examiner le réceptacle séminal des femelles afin de voir s'il ne contient pas de spermatozoïdes et vérifier ainsi que l'espèce se reproduit par parthénogenèse thélytoque constante ainsi qu'on l'a affirmé simplement parce qu'on n'a jamais trouvé de mâles aux U. S. A.

C. — Ovogenèse.

L'ovogenèse de *Toeniothrips inconsequens* ne diffère guère que par quelques détails de celles que j'ai déjà décrites chez d'autres espèces. Lorsqu'au début mars les premières femelles apparaissent sur les arbres fruitiers, elles ont déjà de gros œufs bien développés dans chacune de

leurs gaines ovariennes. Les ovocytes I ont tous commencé leur grand accroissement. Après le pachytène, la chromatine perd son affinité pour la fuchsine basique de la coloration nucléale de Feulgen, c'est à ce stade que l'on trouve les ovocytes les plus jeunes, près de la cellule de Verson, dans chaque gaine. Ces ovocytes sont disposés à peu près régulièrement en quinconce dans la gaine ovarienne et constituent jusqu'aux œufs prêts à être pondus une gradation régulière. La comparaison d'une gaine de *Toeniothrips inconsequens* (fig. XX-1) avec celle d'une gaine de *Heliothrips haemorrhoidalis* (fig. III-1) permet d'établir la différence qui existe dans le rythme de la ponte chez les deux espèces. Chez *Toeniothrips inconsequens* il y a toujours plusieurs œufs ayant achevé le grand accroissement : ponte à rythme rapide à raison de 3 et même 4 œufs en 24 heures et s'échelonnant sur 3 semaines au maximum. Chez *Heliothrips haemorrhoidalis*, au contraire, on ne trouve dans l'ovaire qu'un seul œuf prêt à être pondu, les autres sont encore au début du grand accroissement : ponte à rythme lent (1 œuf en 24 heures) mais étalée sur 2 ou 3 mois.

L'étude des ovocytes I de *Toeniothrips inconsequens* au stade de grand accroissement permet de comprendre l'évolution des chromosomes pendant cette période. A la fin de la pachyténie ceux-ci perdent leur polarisation et paraissent orientés au hasard dans le noyau, ce désordre ne dure pas longtemps et l'on voit s'établir peu à peu le dispositif suivant :

Tandis que le nucléole gagne le centre du noyau, les chromosomes (qui dans l'espèce qui nous occupe, conservent plus longtemps leur colorabilité par la fuchsine basique de Feulgen) s'établissent autour du nucléole à la façon des rayons d'une roue (fig. XX-1) ; une de leurs extrémités dirigée vers la membrane nucléaire, l'autre vers le centre. Dans cette position, ils perdent peu à peu leur couleur violette tandis que le nucléole grossit. Cependant, dans les préparations vraiment réussies les chromosomes tardent beaucoup à perdre leur colorabilité et l'on observe en fin de compte sur le nucléole, au moment où il se divise, les mêmes granules Feulgen positifs que nous avons vus chez *Heliothrips haemorrhoidalis*. On pourrait peut-être interpréter ces granules comme des centromères semblables à ceux décrits par MATTHEY (1945) chez *Pycnoscelus surinamensis* et que nous avons déjà observés chez *Heliothrips haemorrhoidalis*.

Tout l'acide thyminucléique disparu des chromosomes s'est probablement transformé en acide zymonucléique qui passe sur le nucléole. Peut-être même à ce moment là, les « squelettes chromosomiques »

viennent-ils se plaquer contre les nucléoles. L'éclatement, puis l'aspect en ruban que j'ai décrit chez les espèces précédentes, est ici particulièrement visible. On voit à la fin du stade de grand accroissement une multitude de ces filaments très légèrement Feulgen positifs qui pourraient fort bien être pris pour des chromosomes (fig. XX-2).

Le but du présent travail n'étant pas spécialement l'étude de ces transformations, je ne me suis pas attaché à mettre au point l'enchaîne-

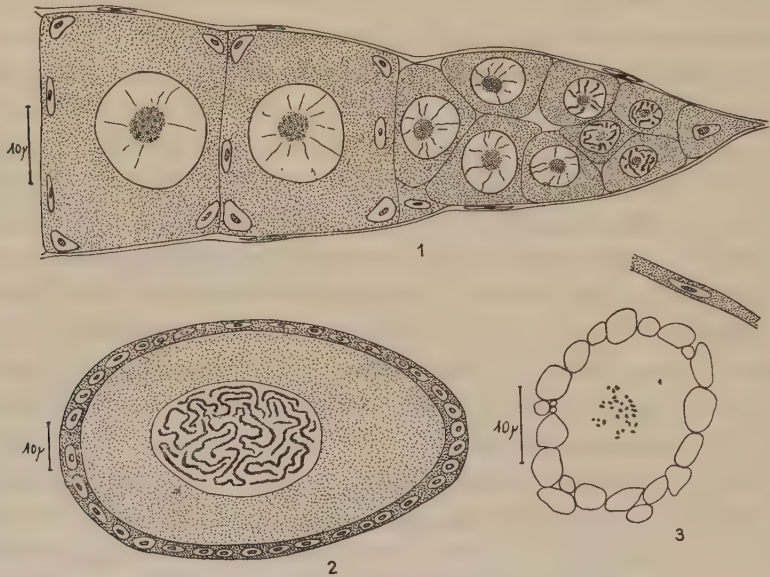


FIG. XX. — Oogenèse de *Toeniothrips inconsequens* Uzel.

1. — Extrémité de gaine ovarique de la femelle adulte. (Fl.-Feulgen).
3. — Grand accroissement. — Le nucléole s'est divisé. Chacun des éléments prend une forme allongée et sinueuse (Fl.-H. F.).
5. — Début d'anaphase de la 1^{re} mitose de maturation (vue oblique) en tout 30 chromosomes (2 lots de 15). (Fl.-Feulgen).

ment de ces processus ; je compte le faire dans un travail ultérieur car je crois qu'il y a là une matière fort intéressante.

Comme dans les cas précédents, je n'ai pas pu observer la relation entre nucléoles et chromosomes. Ces derniers apparaissent d'abord contre la membrane nucléaire, ils sont longs, minces et sinueux puis, peu à peu, la spiralisation qui s'intensifie les fait paraître plus courts et plus gros tandis qu'ils se rassemblent au centre du noyau et se clivent au moment de former la plaque métaphasique de la première mitose de maturation. J'ai compté les chromosomes à leur réapparition : $n = 14$ ou 15 , et sur la plaque métaphasique où j'en ai trouvé 30 c'est-à-dire $2n$.

Je n'ai pas pu observer les centrosomes mais il est possible de voir des fibres fusoriales assez fines. Je n'ai jamais trouvé de figure de la deuxième mitose de maturation. Il est probable qu'elle est déclenchée par la pénétration du spermatozoïde lorsqu'il y a fécondation de l'œuf, au passage devant le réceptacle séminal, ou par l'activation produite par le contact avec les suc du parenchyme du végétal dans le cas de non fécondation.

Conclusions.

1. — En Amérique on ne connaît pas de mâles de *Toeniothrips inconsequens*. En Europe, un seul mâle a été décrit par BAGNALL 1924. Cependant, sur un *Prunus*, où je n'ai pu trouver aucun mâle, 30 % environ des femelles étaient fécondées.

2. — Les larves au terme de leur croissance qui descendent dans le sol ont des organes génitaux réduits à une initiale germinale. Le développement postembryonnaire comprend donc une « période trophique » suivie d'une période de quiescence qui est la « période germinale ».

3. — Les premiers stades de l'ovogenèse paraissent normaux. Je n'ai pas pu examiner d'œufs ayant dépassé la première mitose de maturation.

Le nombre haploïde $n = 14$ ou 15 .

CHAPITRE VII.

SERICOTHRIPS STAPHILINUS VAR. BICORNIS KARNY.

En juin 1954, mon attention fut attirée par des dégâts assez importants sur Pois. Ces dégâts étant indubitablement dûs à des Thysanoptères, je pensai aussitôt à *Kakothrips robustus* Uzel, le « Thrips du Pois ». Je fus très surpris de constater qu'il s'agissait d'une autre espèce, qui vit aussi sur de nombreuses légumineuses, mais n'a jamais été considérée comme nuisible : *Sericothrips staphilinus* var. *bicornis* Karny.

Sous la loupe binoculaire, l'adulte est très facile à différencier des espèces que l'on peut rencontrer sur le même végétal à cette époque. Il présente en effet de gros yeux saillants et une silhouette bien caractéristique. La larve, elle aussi, ne peut se confondre avec aucune autre

à cause de ses soies en palettes. Ces possibilités de détermination facile sans montage, m'ont amené à entreprendre l'étude cytologique de l'espèce. J'ai d'abord commencé à couper des femelles mais mes préparations n'étaient pas satisfaisantes : le vitellus des œufs mûrs paraît être encore plus fragile que chez les autres espèces, la chitine est beaucoup plus dure d'où des coupes en partie détruites. Toutefois j'ai pu observer chez les femelles fécondées, et elles l'étaient toutes, un réceptacle séminal très particulier.

A. — Réceptacle séminal et spermatophore.

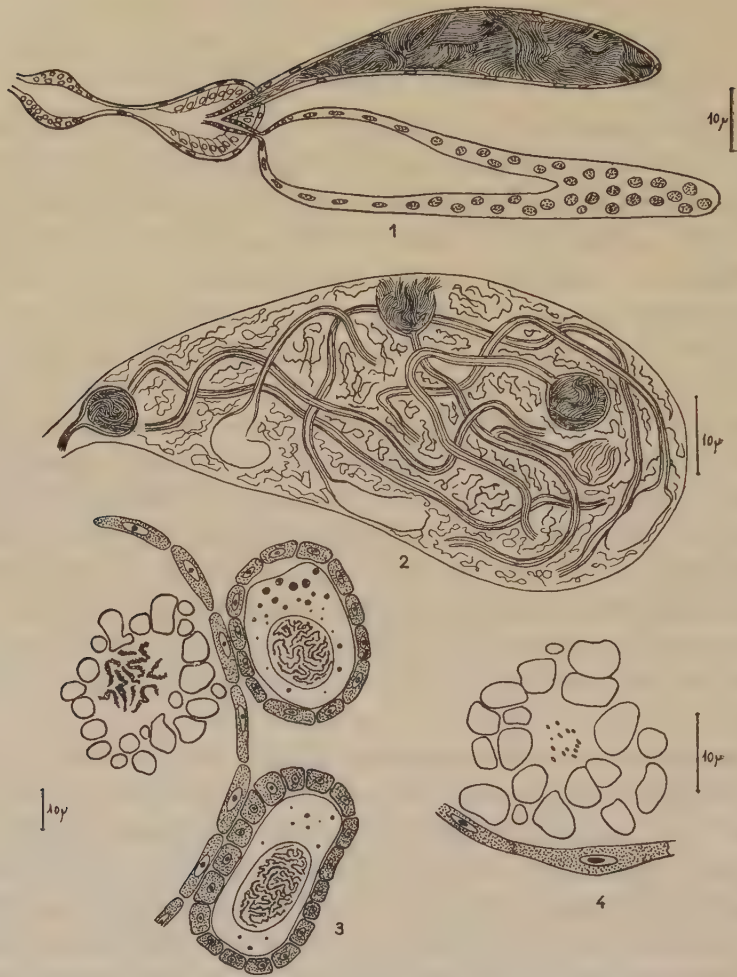
Le réceptacle séminal est situé dans la partie droite de l'abdomen, à peu près à la hauteur du 6^e et du 7^e segments abdominaux. C'est un corps piriforme, assez allongé, ayant environ 80 μ de longueur sur 40 μ de diamètre. Sa paroi est faite d'une couche de cellules plates. Il est très reconnaissable au fait qu'il est à peu près toujours rempli de pelotes de spermatozoïdes semblables à ceux que j'ai décrits pour les espèces précédentes. La première femelle de *Sericothrips staphilinus* que j'ai examinée avait été surfixée au Flemming et colorée au Feulgen. L'acide osmique avait coloré en brun une grande partie des tissus, ceci me permit d'observer, dans le réceptacle séminal, de longs tubes sinueux aboutissant aux pelotes de spermatozoïdes, celles-ci étant elles-mêmes recouvertes par une enveloppe sphérique de 16 μ de diamètre constituée par la même matière que celle qui forme les tubes (fig. XXI-2). Il y a tout lieu de penser que cette enveloppe des spermatozoïdes est un spermatophore. Les spermatozoïdes paraissent rester dans le spermatophore après l'accouplement. Il est facile de voir qu'au bout d'un certain temps la paroi de la capsule sphérique se distend et s'amincit, puis elle se déchire en un point et les spermatozoïdes libérés se répandent dans le réceptacle séminal. On observe de nombreux spermatophores dont la thèque est absolument vide de spermatozoïdes. Dans un réceptacle séminal particulièrement garni j'ai pu compter 8 spermatophores pleins et 11 vides. J'ai voulu voir comment ces spermatophores se formaient dans les organes génitaux mâles de *Sericothrips staphilinus*.

B. — Appareil génital mâle.

L'appareil génital est dans son ensemble semblable à ceux que SHARGA 1933 a décrits pour *Aptinothrips rufus* Gmelin et *Toeniothrips vulgarissimus* Haliday. Chacun des deux testicules ne contient qu'un seul cyste : c'est un corps allongé de $120\ \mu$ sur $30\ \mu$ de diamètre. Les spermatozoïdes sont disposés à l'intérieur sans ordre apparent. La paroi du testicule est formée de cellules plates très visibles. Le canal déférent, assez court, est, au contraire, constitué par de nombreuses cellules à petits noyaux globuleux. Les glandes accessoires débouchent, non pas dans la vésicule séminale antérieure, ainsi que SHARGA le figure pour les espèces qu'il a étudiées, mais dans la dernière partie du canal déférent, comme j'ai pu l'observer à plusieurs reprises avec beaucoup de netteté (fig. XXI-1). Le testicule est appliqué contre les tergites abdominaux tandis que les glandes accessoires sont ventrales. Le canal déférent pénètre dans la vésicule séminale antérieure par la paroi ventrale de cette dernière. Celle-ci est une masse arrondie composée de cellules épaisses qui paraissent être sécrétrices. Ces cellules sont recouvertes d'un mince épithélium externe.

Chez les adultes nouvellement éclos la glande accessoire est déjà plus longue et plus volumineuse que le testicule. Elle est faite de très grosses cellules sécrétrices qui ne laissent, entre elles, une lumière qu'au niveau de la partie proximale de la glande. Peu à peu, le volume de la sécrétion augmente et la lumière s'étend sur toute la longueur de la glande jusqu'à la partie distale. De la vésicule séminale antérieure part un fin canal qui se jette dans une autre vésicule à corps musculieux, située juste à la base du pénis. Celui-ci est semblable à celui de tous les Térébrants et je n'entrerais pas dans le détail de sa description.

Comment se forme le spermatophore dans cet appareil génital ? Il est à peu près certain que c'est au moment de l'accouplement, car je n'en ai jamais vu un seul dans les voies génitales mâles. J'ai trouvé des spermatozoïdes uniquement dans les testicules, la vésicule séminale antérieure est toujours vide. La sécrétion du spermatophore ne peut être imputée qu'aux glandes accessoires ou à la vésicule séminale antérieure. Or je viens de montrer que la sécrétion de chacune des glandes accessoires se déverse dans le canal déférent correspondant et non pas directement dans la vésicule séminale antérieure. Il est donc très vraisemblable que

FIG. XXI. — *Sericothrips staphilinus*.

1. — Appareil génital mâle (Profil). — Testicule droit rempli de spermatozoïdes. — Glande accessoire droite. Comparer avec l'appareil génital mâle de *Neoheegeria verbasci* (fig. XII-4) (Fl. Feulgen).
2. — Réceptacle séminal (comparer avec celui *Toeniothrips simplex*, fig. XV-5) contenant de nombreux spermatophores, les uns sont encore intacts, les autres deshiscents (Fl. Feulgen).
3. — Ovocytes I. — Divers stades de fractionnement du nucléole durant le stade de grand accroissement. (Fl.-H. F.).
4. — $n = 14$ chromosomes (Fl.-H. F.).

cette sécrétion se mêle aux spermatozoïdes lors de leur passage au lieu d'enrober leur masse. C'est donc dans la vésicule séminale antérieure et non ailleurs que peut être formé le spermatophore. Il est probable qu'au moment de l'accouplement les cellules sécrétrices de la vésicule séminale antérieure secrètent une thèque sphérique qui emprisonne la masse des spermatozoïdes baignant dans le liquide provenant des glandes acces-

soires. Lorsque le spermatophore est expulsé, la capsule sphérique entraînerait derrière elle un fil pâteux qui se solidifierait au fur et à mesure.

C. — Ovogenèse.

Les quelques figures de l'ovogenèse que j'ai pu obtenir jusqu'ici sont analogues à celles que j'ai observées par ailleurs, au moins jusqu'à l'apparition de la plaque métaphasique de la première mitose de maturation. Le nucléole se fragmente et prend pendant le stade de grand accroissement des formes en ruban dont j'ai déjà parlé pour d'autres espèces (fig. XXI-3). J'ai pu compter 14 chromosomes, nombre haploïde, sur une plaque métaphasique (fig. XXI-4).

Les premiers stades de l'ovogenèse, ainsi que toute la spermatogenèse, doivent se trouver après le deuxième stade larvaire, c'est-à-dire après le moment où la larve ayant terminé sa croissance descend dans le sol pour accomplir sa « période germinale ». Mais, comme chez *Toeniothrips inconsequens*, je n'ai trouvé dans toutes les larves que j'ai coupées qu'une initiale germinale.

Conclusions.

1. — *Sericothrips staphilinus* est une espèce qui fait sa nymphose dans le sol et n'a probablement qu'une seule génération annuelle. Les larves au terme de leur croissance ne présentent qu'une initiale germinale.

2. — Dans le réceptacle séminal de la femelle on trouve de 10 à 20 spermatophores. Celui que j'ai déjà décrit chez les autres Térébrants est semblable à ceux-ci mais il occupe seul le réceptacle séminal et il est de dimensions plus considérables.

3. — L'ovogenèse permet de compter le nombre haploïde de chromosomes, il est $n = 14$.

CHAPITRE VIII.

HAPLOTHRIPS TRITICI KURDJ.

Existence des mâles.

C'est en recherchant, sur les céréales, *Limothrips denticornis* F. que j'ai remarqué une pullulation d'*Haplothrips tritici* Kurdj. J'ai pensé que l'abondance de cet insecte me permettrait une étude facile et j'ai commencé à l'examiner.

PRIESNER (1928) dans son ouvrage « Die Thysanopteren Europas » ne parle pas de mâle d'*Haplothrips tritici*, il mentionne : « noch nicht beschrieben, mir nicht bekannt ». BALACHOWSKY et MESNIL (1935) parlant de deux *Haplothrips* nuisibles aux céréales *H. aculeatus* et *H. tritici*, disent en ce qui concerne la France : « ... les mâles sont fort rares », ce qui laissait supposer que dans notre pays la reproduction se fait par parthénogenèse thélytoque.

En 1936, KELER décrivit le mâle de Pologne ; depuis, il a été trouvé aussi en Hongrie et en Italie. J'ai donc cru qu'il pouvait y avoir là un cas de parthénogenèse géographique, intéressant à étudier.

A ma grande surprise, j'ai trouvé de nombreux mâles parmi les insectes que j'ai examinés. Les deux espèces *H. aculeatus* et *H. tritici* sont très voisines et ne diffèrent que par peu de caractères, cependant il ne peut y avoir aucun doute. On distingue :

— chez *H. aculeatus* : des soies du bord postérieur du thorax arrondies à leur extrémité, — de grandes soies du 10^e segment (tube) plus longues que celui-ci.

— chez *H. tritici* : des soies aiguës au bord postérieur du thorax ; — des soies du 10^e segment abdominal plus courtes que celui-ci.

L'espèce dont il s'agit n'a qu'une seule génération annuelle. Les larves passent dans le sol à la fin du deuxième stade et elles s'y transforment en nymphes. Ce n'est qu'au printemps suivant que les adultes sortent et viennent pondre entre les glumes des épis de blé. A la mi-juillet 1953 il y avait environ 20 % de mâles. Ce ne sont donc pas des mâles résiduels comme on en trouve chez *Heliothrips haemorrhoidalis*. D'ailleurs une

série de coupes m'a montré que presque toutes les femelles étaient fécondées.

J'avais réservé l'étude cytologique des mâles et des femelles pour 1954 ; malheureusement, je n'ai pas pu le faire faute de matériel. En effet, l'hiver rigoureux, puis le printemps pluvieux et froid, ont retardé les éclosions et peut-être détruit la presque totalité des femelles hivernantes. Je n'ai pu trouver cette année que quelques adultes. D'ailleurs les larves isolées que j'avais mises en élevage sont mortes. Il faudra donc attendre du matériel pour faire les élevages et la cytologie. La proportion des mâles est à peu près la même que chez *Neoheegeria verbasci*, il est donc possible que cette espèce soit, elle aussi, arrhénotoque : c'est ce que j'essaierai de vérifier dès que je pourrai la retrouver en abondance.

CINQUIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A. — DISJONCTION PRÉCOCE DES BIVALENTS AU COURS DE L'OVOGÉNÈSE

Nous avons vu qu'au cours de l'ovogénèse d'*Heliothrips haemorrhoidalis*, durant le grand accroissement de l'ovocyte I, les chromosomes cessent d'être colorables par la réaction nucléale de Feulgen. A la fin du grand accroissement, les chromosomes redeviennent colorables par la fuchsine basique et l'on assiste à la fin de leur spiralisation. Ils sont alors placés contre la membrane nucléaire. J'ai été frappé par le fait que certains d'entre eux étaient nettement en forme de diplocoques. D'autre part, comme ils sont bien visibles, bien séparés, et assez gros à ce moment là, j'ai essayé de les compter. J'ai constaté que je ne trouvais jamais le même nombre, celui-ci variant d'une vingtaine à une quarantaine ; j'ai remarqué que plus l'ovocyte est jeune et moins le nombre de chromosomes comptés est élevé. Par ailleurs, les anaphases que j'ai observées montrent qu'à ce moment-là le nombre des chromosomes de chaque lot est de 21,

ainsi que j'ai pu le vérifier six fois. Je pense que l'explication peut être celle-ci :

« A la fin de la prophase, il y a une disjonction précoce des bivalents « qui ramène dans l'œuf le nombre $2n$; ce processus a lieu contre la « membrane puis les deux parties du bivalent restant parallèles entre « elles, se portent au centre du noyau et s'ordonnent sur la plaque équatoriale de telle façon que les deux éléments homologues, se séparent à « l'anaphase ».

J'ai eu une préparation dans laquelle deux bivalents disjoints sont encore attardés près de la membrane nucléaire (fig. VIII-3), l'un d'eux est piriforme, l'autre subsphérique. Chacune des deux moitiés est placée de telle façon que l'examen microscopique donne bien l'impression qu'il vient d'y avoir scission. Un phénomène analogue a été observé plusieurs fois déjà par divers auteurs sur du matériel qui se prête mieux que celui-ci aux études caryologiques.

COOPER (1939), étudiant l'ovogenèse de *Pediculopsis graminum* Reut., donne des figures assez semblables à celles que j'ai observées chez *Heliothrips haemorrhoidalis*. Chez l'Acarien en effet, le diplotène présente une formation de la chromatine en karyosphère qui n'est peut-être qu'un artefact. A la diacinèse, les bivalents sont très nettement séparés et encore incomplètement spiralés. Ils ont la forme de V se faisant face par leur sommet. La condensation continue et, en fin de prophase, les homologues ont exactement la forme de diplocoques, ainsi que je l'ai observé pour les ovocytes d'*Heliothrips haemorrhoidalis* au même stade. D'abord placés contre la membrane nucléaire, les chromosomes se rapprochent du centre du noyau pour donner une plaque métaphasique qui affecte l'allure d'un début d'anaphase.

Fr. SCHRADER (1940) trouve, lui aussi, un exemple de clivage précoce dans l'ovogenèse du Rhynchote Hétéroptère *Rhytidolomia senilis* Say. Dès le début de la diacinèse, les bivalents sont nettement séparés et indépendants, et chacun d'eux est constitué par deux chromatides parallèles entre elles. En fin de prophase, les homologues viennent se placer bout à bout (end to end), pour former les tétrades de la plaque équatoriale, et ils sont, comme dans le cas d'*Heliothrips*, séparés par l'anaphase de la première mitose de maturation.

Bien différent des deux cas précédents est le clivage des chromosomes avant la phase d'accroissement dans la maturation des œufs parthénogénétiques d'*Aphis palmarum* observé par BAEHR (1920), qui donne à ce

phénomène le nom de *déconjugaison*. Ici le nombre diploïde des chromosomes est rétabli puisqu'il n'y a pas une division correspondante du cytoplasme et l'unique division de maturation porte alors sur ce nombre diploïde que l'on retrouve dans l'œuf mûr.

VANDEL (1927) donne, à ce sujet, l'interprétation suivante : « la phase synaptique et la déconjugaison sont donc, dans l'œuf parthénogénétique, de pures réminiscences phylogénétiques sans aucune utilité. On peut, par suite, supposer qu'elles doivent, progressivement et lentement, disparaître à la façon d'un organe rudimentaire... ». L'auteur donne alors une série d'exemples tant chez les végétaux que dans le règne animal dans lesquels on observe en effet la disparition de ces deux processus.

De nombreux autres cas de rétablissement du nombre diploïde au cours de la prophase de la première mitose de maturation ont été décrits depuis celui que cite BAEHR ; l'un des derniers en date a été étudié par MATTHEY (1945) dans l'ovogenèse de la Blatte parthénogénétique *Pycnoscelus surinamensis* L. L'auteur constate que « la pachyténie est suivie d'une déconjugaison complète des homologues (endomeiose) ». Le grand accroissement se fait avec le nombre diploïde de chromosomes. Mais le cas d'*Heliothrips haemorrhoidalis* ne peut pas s'intégrer dans ces séries car s'il y a séparation des homologues il n'y a pas déconjugaison complète au sens où l'entendent BAEHR et tous les auteurs qui ont par la suite étudié la parthénogenèse thélytoque diploïde. En effet, les homologues, bien que n'ayant apparemment conservé aucun point commun, restent dépendants l'un de l'autre puisqu'ils doivent se placer sur la plaque équatoriale de telle façon que l'anaphase les sépare. On retrouve donc, en fin de première mitose de maturation, deux lots de chromosomes présentant chacun le nombre haploïde. Le processus régulateur n'est donc pas constitué par une endomeiose mais bien par la fusion du deuxième globule polaire avec le pronucleus femelle.

B. — CYCLE CHROMOSOMIQUE DES ESPÈCES ARRHÉNOTOQUES

Dans toutes les mitoses que j'ai observées, mitoses goniales, mitoses somatiques ou mitoses de maturation de la spermatogenèse, il ne m'a pas été possible de compter les chromosomes, d'abord à cause de leur extrême petitesse et aussi parce qu'ils sont juxtaposés et forment une véritable

masse chromatique aussi bien à la métaphase qu'à l'anaphase ou à la télophase. Le seul moment où un dénombrement puisse être effectué correspond aux mitoses de maturation des ovocytes. Encore faut-il observer de nombreuses figures pour avoir à une unité près le nombre des chromosomes. Il paraît donc assez délicat d'établir un cycle chromosomique qui explique d'une façon satisfaisante la régulation dans le cas de la parthénogenèse arrhénotoque. J'ai eu cependant la chance de trouver une espèce (*Toeniothrips simplex*) où les hétérochromosomes sont bien visibles aussi bien dans les mitoses somatiques que dans les mitoses germinales. J'ai pu, d'autre part, faire les remarques suivantes. Dans les espèces arrhénotoques :

1° Au même stade, les noyaux des cellules d'un même tissu ont le même diamètre chez le mâle et la femelle. En effet, j'ai mesuré avec soin les noyaux des cellules du système nerveux de deux larves du deuxième stade au moment du maximum de leur croissance : leur diamètre chez le mâle et chez la femelle est sensiblement le même. Toutefois, comme il est difficile d'apprécier la grandeur d'une fraction de μ (les noyaux ont $2,5 \mu$ de diamètre) j'ai photographié les tissus nerveux du mâle et de la femelle au même grossissement, et j'ai obtenu le même résultat.

2° Les noyaux des spermatogonies ont le même diamètre que ceux des ovogonies au repos.

3° La femelle de *Toeniothrips simplex* a des ovogonies contenant deux hétérochromosomes, les spermatogonies en contiennent un seul. (fig. XIV et XVI).

Ces trois constatations me permettent d'émettre deux hypothèses quant au cycle chromosomique des espèces arrhénotoques.

La première hypothèse s'appuie sur le principe énoncé par BOVERI. Le nombre des chromosomes que contient un noyau est proportionnel au volume de celui-ci. Or nous venons de remarquer que les noyaux des cellules nerveuses ont le même diamètre chez le mâle et chez la femelle. Il semblerait donc que certains tissus somatiques du mâle et en particulier le nerveux soient diploïdes. Pour la même raison les spermatogonies contiendraient aussi le nombre diploïde. On pourrait donc assigner comme formule chromosomique :

- au mâle $2n + X$;
- à la femelle $2n + 2X$.

Or, dans un œuf non fécondé qui donne un mâle, on compte seulement $n + X$. Pour obtenir un soma diploïde et des spermatogonies diploïdes il est probable qu'à un certain moment il doit y avoir régulation par dédoublement des autosomes *seuls*. (Il semble, en effet, que l'hétérochromosome se clive moins facilement que les autosomes. Le fait a été observé par plusieurs auteurs parmi lesquels BRIDGES 1913 qui a décrit une non disjonction des chromosomes sexuels de la *Drosophile*). Le spermatozoïde fécondant un œuf qui contient $n + X$ doit donner une femelle qui aura $2n + 2X$ pour cela il faut donc qu'il n'ait lui-même que $n + X$.

Comment s'opérerait la réduction ? La spermatogonie de $2n + X$ donnerait un spermatozoïde unique de $n + X$, n autosomes seraient donc éliminés au cours de la méiose. Je crois qu'on peut penser raisonnablement que la masse de chromatine picnotique, — qui est éliminée par le spermatocyte II pour donner une seule spermatide fonctionnelle, — est en réalité cette masse de n autosomes. Le spermatozoïde qui serait produit par la spermatide picnotique donnerait en effet par mixie avec un œuf réduit contenant $n + X$, un mâle ; ce spermatozoïde dégénère le mâle étant produit par le développement parthénogénétique de l'œuf.

La deuxième hypothèse susceptible d'expliquer le cycle chromosomique des espèces arrhénotoques de Thysanoptères est inspirée de celle que WHITING 1945 a formulée pour expliquer, au moins en ce qui concerne le germe, l'haploïdie des mâles d'Hyménoptères. Selon cet auteur, le nombre haploïde de chromosomes ne subsiste dans les cellules germinales des Hyménoptères qu'à condition qu'intervienne une régulation qui rétablisse le rapport nucléoplasmatique. Il constate, après SPEICHER 1935, que la taille moyenne des cellules de mâles haploïdes est presque aussi grande que celle des cellules des femelles diploïdes. WHITING pense donc qu'il y a eu régulation de la façon suivante.

Les mâles d'« haploïd arrhenotoky » ont eu le temps, au cours de leur évolution, d'acquérir des gènes localisés dans les segments relatifs à la différenciation sexuelle, lesquels retardent la division chromosomique provoquée par la croissance des chromosomes... L'haploïdie des mâles azygotes permet ainsi la régulation du rapport nucléoplasmatique sans introduire de dysharmonie entre la division du noyau et celle de la cellule. Dans le noyau il y a donc toujours le nombre haploïde de chromosomes mais, ceux-ci ne se divisant pas, augmentent de volume de telle façon que le rapport nucléoplasmatique redevient normal.

Si ce processus se retrouvait chez les Thysanoptères on pourrait dire

que leur spermatogenèse diffère de celle des Hyménoptères par les caractères suivants :

1° La spermatogenèse ne présente qu'une seule mitose.

2° Après cette mitose, avant la spermiogenèse, la spermatide rejette sous la forme d'une masse picnotique la chromatine excédentaire accumulée dans le noyau dans le but de rétablir, malgré le nombre haploïde de chromosomes la valeur du rapport nucléoplasmatique. On assisterait donc en réalité à une véritable *diminution chromatique*.

Mais d'autres caractères séparent l'arrhénotoquie des Thysanoptères de celle des Hyménoptères. WHITING 1945 pense que la femelle d'*Habrobracon juglandis* Ashm. est hétérozygote, elle aurait deux hétérochromosomes : x et y. Le sexe serait déterminé par deux allèles différents d'un gène sexuel pour la femelle, un seul allèle pour le mâle haploïde et deux allèles semblables pour des mâles diploïdes exceptionnels. Il croit en outre qu'il se produit une maturation différentielle dans l'ovogenèse. Le globule polaire contient le même hétérochromosome que le spermatozoïde qui vient de pénétrer dans l'œuf.

F. J. MANNING (1949-1950) puis W. E. KERR 1951 ont observé chez *Apis mellifica* un processus tout différent. Un hétérochromosome est expulsé à la deuxième mitose de la spermatogenèse, et le spermatozoïde ne contient que 15 autosomes. Au cours de l'ovogenèse, 15 autosomes passent dans le « globule polaire et il reste dans l'œuf $15 + x$. Les formules chromosomiques sont donc :

$15 + x$ pour le mâle ; $30 + x$ pour la femelle.

La femelle serait donc ici hétérozygote mais homogamétique. La parthénogenèse arrhénotoque, ainsi que nous le verrons plus loin, est peut-être aussi répandue dans le groupe des Thysanoptères que dans celui des Hyménoptères. On peut cependant affirmer, en l'état actuel de nos connaissances, qu'elles sont dissemblables quant au processus de la spermatogenèse et à la formule chromosomique des sexes.

C. — CAS DES MALES RÉSIDUELS DES ESPÈCES À PARTHÉNOGÈSE THÉLYTOQUE CONSTANTE

Nous avons vu à propos d'*Heliothrips haemorrhoidalis* que HEEGER (1852) a signalé un mâle en Autriche et CRAWFORD (1940) en décrit un de New York. Il est évident que ces mâles peuvent être considérés comme exceptionnels et qu'une telle rareté ne permet de conclure ni à l'existence

de deux races, l'une sexuée, l'autre parthénogénétique, ni à la possibilité d'un cas de parthénogenèse géographique, car les lieux de capture sont vraiment trop éloignés. Encore peut-on se poser la question de savoir comment ils ont été produits.

VANDEL (1931) signale à propos de la parthénogenèse des Hyménoptères phytophages que certaines espèces à parthénogenèse thélytoque peuvent donner accidentellement quelques mâles, c'est le cas pour *Abia fasciata*, *Hemichroa crocea*, *Nematus erichsoni*, *Pristiphora fulvipes* ; de son côté, PEACOCK (1924) signale la même chose pour *Pristiphora pallipes* enfin MATTHEY (1945) trouve un mâle dans un élevage contenant plus d'un millier de femelles de *Pycnoscelus surinamensis* (Blattariae). Ce dernier auteur suppose que l'apparition de ce mâle est due à un phénomène de « non disjonction » qui aura entraîné dans le polocyte trois des quatre chromatides issues de la fissuration des $2x$.

C'est d'ailleurs par des considérations identiques que PEHANI (1924) explique l'apparition des mâles sporadiques chez les Phasmides thélytoques. Cette explication est valable pour *Pycnoscelus surinamensis* et les Phasmides car ces insectes présentent des mitoses de maturation avec le nombre diploïde, ce qui n'est pas le cas chez *Heliothrips haemorrhoidalis*. Je crois donc que l'hypothèse suivante peut être émise :

Nous avons vu que la régulation se fait par fusion du deuxième globule polaire avec le pronucleus femelle. Le sexe femelle étant homogamétique on a $(n + X) + (n + X) = 2n + 2X$ soit une femelle. Mais il peut arriver que, pour une raison accidentelle, cette régulation ne se produise pas. Il se passerait alors ce qui se produit dans le cas de parthénogenèse arrhénotoque ; un dédoublement des autosomes et d'eux seuls. On obtient ainsi $2n + X$ qui donnerait un organisme mâle si ce dédoublement se produit dès le début de la segmentation ou un gynandromorphe s'il se produit plus tard.

D. — FRÉQUENCE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE CHEZ LES THYSANOPTÈRES

Nous venons d'étudier une espèce thélytoque *Heliothrips haemorrhoidalis* et deux espèces arrhénotoques *Neoheegeria verbasci* et *Toeniothrips simplex*.

Je crois qu'on peut considérer comme très probable la reproduction parthénogénétique arrhénotoque de *Limothrips denticornis* Hal. J'ai

observé en effet, chez cette espèce, une spermatogenèse tout à fait semblable à celle de *Toeniothrips simplex* Mor.; émission d'une masse de chromatine picnotique qui dégénère par la suite. La spermatogenèse étant aberrante, on peut en déduire que l'espèce se reproduit par parthénogenèse arrhénotoque.

Pour *Haplothrips tritici*, on considèrerait les mâles comme très rares laissant entendre que la reproduction par parthénogenèse thélytoque était constante. Or, j'ai trouvé que, pour cette espèce, le nombre des mâles peut atteindre 20 % de celui des femelles. Les conditions météorologiques exceptionnelles qui ont régné dans le Midi de la France pendant le premier semestre 1954 m'ont empêché de mener à bien mes élevages et même de trouver dans les champs des larves sur lesquelles j'aurais pu étudier la spermatogenèse. Si on compare cette espèce à *Neoheegeria verbasci*, qui est une espèce voisine, il semble, — et c'est ce que j'essaierai de démontrer cytologiquement et par des élevages, dès que possible, — que cette espèce soit, elle aussi, arrhénotoque.

Je crois aussi, bien que je n'en puisse donner aucune preuve, qu'il en est de même pour *Toeniothrips inconsequens*.

Malheureusement ces trois espèces ont une seule génération par an et passent par une période de repos à l'état de larve puis de nymphe; à ce moment, même dans la nature, on enregistre une forte mortalité ce qui rend l'affirmation difficile.

Je pense cependant que, chez les Thysanoptères la reproduction parthénogénétique, et en particulier l'arrhénotoque, sont certainement très fréquentes.

E. — NOMBRE CHROMOSOMIEN DE BASE

Le dénombrement des chromosomes en fin de prophase d'ovogenèse a donné chez les espèces que j'ai étudiées les résultats suivants :

TUBULIFÈRES	{	<i>Haplothrips tritici</i> n = 10
		<i>Neoheegeria verbasci</i> n = 12
TÉRÉBRANTS	{	<i>Sericothrips staphilinus</i> n = 14
		2 <i>Toeniothrips simplex</i> n = 14
		<i>Toeniothrips inconsequens</i> n = 16
		3 <i>Limothrips denticornis</i> n = 19
		<i>Heliothrips haemorrhoidalis</i> n = 21.

J'ai pu déterminer les nombres chromosomiques de trop peu d'espèces pour me faire une idée exacte de sa variation à l'intérieur d'un groupe aussi nombreux que celui des Thysanoptères. Je suis donc obligé, jusqu'à l'obtention de nouveaux éléments, de me contenter de conclure assez prudemment.

Il faut d'abord remarquer que le nombre des chromosomes varie assez peu lorsqu'on passe du sous-ordre des Térébrants à celui des Tubulifères.

Il serait aussi tentant de considérer l'espèce thélytoque *Heliothrips haemorrhoidalis* comme un triploïde par analogie avec *Trichoniscus elisabethae* Herold, Isopode étudié par VANDEL (1928-1934). Il est très vraisemblable qu'une telle hypothèse ne peut être envisagée car chez les triploïdes il ne peut pas y avoir appariement des homologues comme c'est le cas ici.

Si ces animaux proviennent d'anciens polyploïdes il est difficile de découvrir un nombre de base qui soit plausible. Bien qu'on ne connaisse des Thysanoptères qu'à partir du Jurassique il est vraisemblable que le groupe est beaucoup plus ancien. En effet leurs caractères anatomiques et biologiques, sont tout à fait particuliers et, selon qu'on envisage certains de ceux-ci plutôt que d'autres, on est amené à rapprocher le groupe d'ordres bien différents. Certains, tels que HANDLIRSCH in Kükenthal (1930), suivi par MATTHEY (1945), les rattachent aux Orthoptéroïdes, d'autres tels KARNY (1922) PRIESNER (1928) WEBER (1938) aux Rhynchotes. Il est donc probable que, puisque leur rameau phylogénique s'est depuis longtemps détaché d'un autre, l'évolution du groupe est très ancienne et, s'il est vrai que ce sont des polyploïdes, le nombre des chromosomes s'est depuis longtemps stabilisé.

AUTEURS CITÉS

1929. ARTOM (C.). — Osservazioni preliminari sulla maturazione dell'uovo e sui primi stadi di sviluppo dell'*Artemia salina* L. di Cette (Boll. d. Soc. Méd. Chirurg. Pavia (a-VII), fasc. 5, pp. 1-8).
1931. — L'origine et l'évolution della parthenogenesi attraverso i differenti biotipi di una specie collettiva (*Artemia salina* L.) con speciale riferimento al biotipo diploïde parthenogenetico de Sète. (Mem. R. Ac. Ital. Cl. Sci. fis. Mat. Nat., vol. II, pp. 3-57).
1920. BAEHR (B.). — Recherches sur la maturation des œufs parthénogénétiques de l'*Aphis palmarum* (La Cellule, T. 30-XII, pp. 315-353, 3 pl.).

1935. BAGNALL et JOHN (O.). — On some Thysanoptera collected in France. (*Ann. Soc. ent. France*, **104**, pp. 307-327).
1939. BAILEY (S. F.). — The mullein Thrips (*Neoheegeria verbasci*). (*Pan Pacific Ent. San Francisco*, **15**, 1939, pp. 111-116, 12 fig.).
1935. BALACHOWSKY et MESNIL. — Insectes nuisibles aux plantes cultivées, 1921 pp. 265-267, 1118-1127, 1569-1575.
1935. BERLAND (L.). — Premiers résultats de mes recherches en avion sur la faune et la flore atmosphériques. (*Ann. Soc. ent. Fr.*, CIV, 1935, pp. 73 = 96).
1929. BÖRNER (C.). — Sind die Thysanopteren Verwandte der Orthopteren oder Rhynchoten ? (3 *Werderwersamml deut. Ent. Giessen*, Berlin, 1929, pp. 111-112).
- 1954 a BOURNIER (A.). — Le mâle d'*Haplothrips tritici* KURDJ. (*L'entomologiste*, t. X, N° 2-3, 1954, pp. 33-34).
- 1954 b. — Le Thrips du Glaïeul *Toeniothrips simplex* Morison. (*Phytoma.*, mai 1954, n° 58, pp. 10-14, 5 fig.).
1940. BRACHET (J.). — La localisation de l'acide thymonucléique pendant l'oogenèse et la maturation chez les Amphibiens. (*Arch. Biol.*, **51**, pp. 151-165).
1913. BRIDGES (C. B.). — Non disjunction of the sex chromosomes of *Drosophila* (*Journal of exp. Zool.*, **15**, p. 587).
1914. — Direct proof through non-disjunction that the sex-linked genes of *Drosophila* are borne by the X-chromosome. (*Science*, **40**, pp. 107 à 109).
1916. — Non disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. (*Genetics.*, 1916, pp. 1 à 52 et 107 à 164).
1909. BUCHNER (P.). — Das accessorische Chromosome in Spermatogenese u. Oogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. (*Arch. f. Zellf.*, Bd. **3**, 1909, pp. 335-431, 5 fig., 5 pl.).
1898. BUFFA (P.). — Contributo allo studio anatomico dell' *Heliothrips haemorrhoidalis*. (*Rivista di patologia vegetale*, Ann. VII, fasc. 1 et 2, pp. 1-30, Pl. V-IX).
1907. — Alcune notizie anatomiche sui Tisanotteri Tubuliferi. (*Redia*, Vol. **4**, pp. 369-381).
1911. — Studi interno al ciclo parthenogenetico dell' *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché. (*Redia*, VII, pp. 71 à 109).
1918. CAMERON (A. E.) et TREHERNE (R. C.). — The Pear Thrips (*Toeniothrips inconsequens* Uz) and its control in British Columbia, (*Canada Department of Agriculture Bull.* **15**, pp. 1 à 52, 14 fig., 5 pl.).
1938. CAPPE DE BAILLON (P.), FAVRELLE (M.) et VICHET (G. de). — Parthénogenèse et variation chez les Phasmes IV. Discussion des faits. — Conclusions. (*Bull. Biol. France et Belgique*, **72**, 1938, pp. 1-47).
1934. CAPPELLETTO (Anna). — I Tisanotteri italiani. (*Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, Vol. XLIV, 1934, Série 111, n° 59).
1931. COAD (B. R.). — Insects captured by airplane are found at surprising heights. (*Yearbook of agriculture*, 1931, p. 320).
1940. CRAWFORD (J. C.). — *Heliothrips haemorrhoidalis* male. (*Proc. ent. Soc. Wash.* **42**, pp. 90, fig.).
1926. DELMAS (R.). — Notes sur la biologie de *Pristiphora conjugata* Dahlbom. (*Bulletin biologique France et Belgique*, T. LX, 1926, fasc. 3, pp. 448-471).

1928. DEPDOLLA (Ph.). — Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei der Insekten in Schröder Handbuch der Entomologie (Iena), 1928, Band I, pp. 824-1116.
1941. DOEKSEN (J.). — Bijdrage tot de Vergelijkende morphologie der Thysanoptera (*Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool te Vageningen* (Nederland) Deel 45, Verh. 5, 64 pp., 24 planches).
1945. FLANDERS (S. E.). — The bisexuality of uniparental Hymenoptera a function of the environment. (*Amer. Nat.*, Lancaster. Pa, **79**, 1945, pp. 323-327, 1 fig.).
1919. FOOT (K.). — Preliminary note on the spermatogenesis of *Pediculus vestimenti*. (*Biological Bull.*, **37**, pp. 371-384, 2 pl.).
1915. FORSTER (S. W.) et JONES (P. R.). — The life history and habits of the Pear Thrips in California. (*U. S. Dept. Agric. Washingt.*, *Bull.* n° 13, 52 p., 14 fig., 5 planches).
1910. GRANATA (L.). — Le cinesi spermatogenetiche di *Pamphagus marmoratus* BURM. (*Arch. f. Zellf.*, Bd. 5, 1910, pp. 182-215, 1 fig., 3 pl.).
1951. GRANDI (G.). — Introduzione allo studio della entomologia *T. inconsequens*, p.
1934. HERR (E. A.). — The gladiolus Thrips (*Toeniothrips gladioli*). (*Bull. Ohio Agric. exp. St. Wooster*, n° 537, 64 pp., 12 fig.).
1900. HINDS (W. E.). — The Grass Thrips. *Anaphothrips striata* Osb. (37th. *Ann. Rept. Mass. Agr. College*, 1900, pp. 81-105, 4 pl., 33 fig.
1902. — Contribution to a monograph of the Insects of the Order Thysanoptera inhabiting North America. (*Proc. N. S. Nat. Mus.*, Vol. 26, p. 79-242, Washington, 1902).
1946. HUGHES-SCHRADER (S.). — A new type of spermatogenesis in Iceryine coccids with linear alignment of chromosomes in the sperm. (*Journ. Morph. Philad.*, Vol. 78, pp. 43-84, 6 pl., 3 fig.
1949. HUGHES-SCHRADER (S.). — Cytology of Coccids. (*Advances in Genetics, New-York Academy Press. Inc.*, 2, 1948, pp. 127-203, 24 fig.).
1938. JOHANSSON (E.). — Studier rörande de på grass och sadelslag levande tripsarnas biologi oh skadegörelse (*Medd. Vartskyddsanst.* n° 24, 65 p., 8 fig.).
1888. JORDAN (K.). — Anatomie und Biologie der Physapoda. (*Ztschr. f. wiss. Zool.*, **47**, pp. 541-620).
1936. KELLER (S.). — Tripsi Polski. (*Bydgoszcz*, 1936, p. 128, pl. II, fig. 2, pl. III, 1-3).
1951. KERR (K. E.). — Sex-chromosome in Honey bee. (*Evolution*, vol. 5, p. 80).
1926. KLOCKE. — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Thysanopteren. (*Ztschr. wiss. Zool.*, **128**, pp. 1-36).
1913. KURDJUMOV. — Les insectes nuisibles aux céréales en Russie Centrale et du Sud. (*Trav. de la Stat. Exp. Agric. Poltava. Soc. Dent. Agric.*, 1913).
1902. MC CLUNG (C. E.). — The spermatocyte division of the Locustidae. (*Kansas Univ. Science Bull.*, **1**, 1902, pp. 185-231).
1928. MC NABB (J.). — A study of the chromosomes in Meiosis, fertilisation and cleavage in the Grasshopper egg. (Orthoptera). (*Journ. Morph. Philad.*, **43**, pp. 47-95, 0 pl.
1948. MANNING (F. J.). — Sex determination in Honey bee. (Stoke on Trent), 100 p.

1949. — Sex-determination in Honey Bee (*Microscope*, London, **7**, pp. 175-180 et 209-211).
1950. — Sex détermination in Honey bee (*Microscope*, London, **8**, pp. 237-241, 259, 303-305-329-330).
- 1948 a. MATTHEY (R.). — Données nouvelles sur les chromosomes de Tettigonides et la parthénogenèse de *Saga pedo*, Pull. (*Rev. Suisse de Zool.*, Genève, **55**, pp. 45-56, 12 fig.).
- 1948 b. — La formule chromosomiale de la race bisexuée de *Pycnoscelus surinamensis* L. comparée à celle de la race parthénogénétique. (*Experientia*, Bâle, **4**, pp. 308-309, 5 fig.).
1945. — Cytologie de la parthénogenèse chez *Pycnoscelus surinamensis* L. (*Revue suisse de Zoologie*, **52**, 109 p., 71 fig., 59 pl.).
1952. — Quelques aspects actuels de la cytologie et de la génétique. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXVII, 1952, pp. 266-273).
1934. MELIS (A.). — Tisanotteri italiani. — Studio anatomo morfologico e biologico del Liotripide dell'olivo *Liothrips oleae* Costa (*Redia*, **21**, pp. 1 à 183, 8 pl.).
1930. MORISON (G. D.). — Description de *Toeniothrips simplex* (*Bull. ent. Res.*, **21**, pp. 9-14).
1931. MOULTON (D.) et STEINWEDEN (J. D.). — A new Toeniothrips on Gladiolus. (*Canad. Ent.*, Orillia, **63**, 1931, pp. 20-21, 1 fig.).
1936. ETTINGEN (H. VON). — Biologie und Statistik einiger Thysanopterenarten. (*Nachr. shadl. Bekämpfung*, **11**, n° 4, pp. 189-198, 8 fig., 13 ref.).
1924. PEACOCK (A. D.). — On the males and intersex-like specimens of the parthenogenetic saw-fly *Pristiphora pallipes* Lep. (*Brit. Journ. Exp. Biol.*, **1**, pp. 391-412, 2 pl.).
1925. PEHANI (Hubert). — Die Geschlechtszellen der Phasmiden. Zugleich ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Phasmiden. *Ztschr. für. wiss. Zool.*, CXXV, pp. 167-238, 2 pl., 7 fig.
1936. POISSON (R.). — Nouvelles observations sur les processus spermatogénétiques dans les éléments sexuels d'Hémiptères aquatiques (*Velia currens* FAB et Gerris). *Arch. Zool. exp. gén.*, **78**, pp. 133-194, 5 pl. 19 fig.).
1929. POMEYROL (R.). — La parthénogenèse des Thysanoptères. (*Bull. biol. Fr. Belg.*, **62**, pp. 3-12).
- 1927-1928. PRIESNER (H.). — Die Thysanopteren Europas, Vienne, Fritz Wagner, 1928, 753, p. 6 pl.).
1946. PUSSARD (R.). — Remarques sur deux Trips des cultures florales. (*C. R. Ac. Agric. France*, **32**, pp. 772-775).
1931. PUSSARD-RADULESCO (E.). — Recherches biologiques et cytologiques sur quelques Thysanoptères. (*Ann. Epiphyties*, Paris, **16** (1930), pp. 103-188, 2 pl. 27 fig.).
1920. SCHRADER (Franz). — Sex détermination in the White-Fly. (*Trialeurodes vaporariorum*). (*Journ. Morph.*, XXXIV, 1920, pp. 267-305, 4 pl.).
1923. — A Study of the chromosomes in three species of Pseudococcus. (*Archiv f. Zellforschung*, XVII, pp. 45-62, 2 pl.).
1929. — Experimental and Cytological investigations of the Life Cycle of *Gossiparia spuria* (Coccidae) and their Bearing on the Problem of Haploidy in the male. *Ztsch. wiss. Zool.*, CXXXIV, pp. 149, 179, 12 pl.).

1940. — The formation of tetrads and the meiotic mitoses in the male of *Rhytidolomia senilis* Say. (Hemiptera Heteroptera). (*J. Morph.*, Philadelphia, **67**, pp. 123-158, 2 pl., 1 fig.).
1949. SCHULTZ et CASPERSSON (N. T.). — Nucleic acids in drosophila eggs and Y chromosome effects. (*Nature*, London, **163**, pp. 66-67).
1933. SHARGA (U. S.). — On the internal anatomy of some Thysanoptera. (*Trans. ent. Soc. London*, **81**, Part. II, pp. 185-204, 10 pl.).
1914. SHULL (F.). — Biology of the Thysanoptera. (*Americ. Natur.*, XLVIII, pp. 161-176-236-247).
1915. — Parthenogenesis in *Anthothrips verbasci* (16th Ann. Rep. Michigan Ac. Sci., pp. 46-48).
1917. SHULL (A. F.). — Sex determination in *Anthothrips verbasci*. (*Genetics*, **2**, pp. 480-488).
1934. SILVESTRI (F.). — Compendio di entomologia agraria. (Vol. 1, pp. 180-204).
1933. SMITH (F.) et NELSON (R. H.). — Life history studies of the Gladiolus Thrips. (*J. econ. ent.*, XXVI, n° 3, pp. 528-536, 1 pl.).
1935. SPEICHER (B. R.). — Cell size and chromosome type in *Habrobracon*. (*Amer. Nat.*, **69**, pp. 79-80).
1938. — Are Hymenoptera tetraploid ? (*Nature*, London, p. 78).
1927. TAUSON (R.). — Die Spermatogenese bei *Asplanchna intermedia* Huds. (*Zeit. für Zellforsch. mikr. Anat.*, IV, 1927, pp. 652-682, pl. X et XI).
1951. TUZET (O.) et BOURNIER (A.). — Le spermatozoïde de *Neoheegeria verbasci* Osb. (*C. R. Ac. des Sc.*, séance du 12 nov. 1951), 3 p., 4 fig.).
1953. TUZET (O.) et ZUBER VOGELI (R.). — La spermatogenèse de *Zonocerus variegatus* L. (*Bull. Inst. fr. Afr. Noire*, XV, pp. 487 à 494).
1874. ULJANIN (W. H.). — Beobachtung über die Entwicklung der Physopoden. (*Ber. Ges. Naturf. Fr.*, 10, 2. pp. 39-44, pl. 9-11).
1895. UZEL (H.). — Monographie der Ordnung Thysanoptera (Kon'gratz, Bohmen, 472 pp.).
1927. VANDEL (A.). — La cytologie de la parthénogenèse naturelle. (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, LXI, fasc. 2, pp. 93-125).
1937. — Chromosome number, polyploidy and sex in the animal king dom. (*Proc. Zool. Soc. London*, 107 A, pp. 519-542).
1946. — Le rôle de la polyploidie dans le règne animal. (*Arch. der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforsch. Sozialanthropologie und Zonenhygiene*, XXI, pp. 397-410).
1913. VUILLET (A.). — Contribution à l'étude des Thysanoptères de Fr. (*Insecta*, III, pp. 77-84).
1938. WEBER (H.). — Grundriss der Insektenkunde (Ienà, G. Fischer, XII. 258 p. 154 fig.).
1940. WHITING (A. R.). — Do *Habrobracon* females sting their eggs ? (*Amer. Nat.*, **74**, pp. 468-471).
1945. WHITING (P. W.). — The evolution of male haploidy. (*Quart. Rev. of Biol.*, **20**, pp. 231-260).
1925. WILLAUME (F.). — Caractères généraux et position systématique des Physopoda (Dumeril Burmeister). (*Rev. Zool. Agr. et appl.*, **24**, n° 1, 2 et 3).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE III.

Spermatogenèse de *Toxothrips simplex* MORISON.

1. Mitoses spermatogoniales chez une larve du 1^{er} stade. (Grossiss. = 1.300).
2. Ovaire d'une femelle au 2^e stade larvaire (Grossiss. = 1.450).
 - A) Anaphase ovogoniale (Remarquer les 2 hétérochromosomes).
 - B) Bouquet.
3. Spermatocytes I en métaphase et début d'anaphase (Grossiss. = 1.800).
4. Testicule d'une larve du 2^e stade (Grossiss. = 1.450) :
 - A) Fin d'anaphases.
 - B) Télaphases.
5. Expulsion de la chromatine picnotique : A et B (Grossiss. = 1.800).
6. Testicule de la larve du 1^{er} stade de *Limothrips denticornis* HALIDAY :
 - en haut : 1^{re} mitose de maturation.
 - en bas : expulsion de la chromatine picnotique (Grossiss. = 1.800).
7. Spermatides en allongement et spermatozoïdes en faisceaux (Grossiss. = 1.450).

NOTA. — Toutes les préparations ont été fixées au Bouin-Duboscq et colorées au Fulgen-vert lumière, sauf le n° 6 qui a été coloré à l'hématoxyline de Heidenhain.

PLANCHE IV.

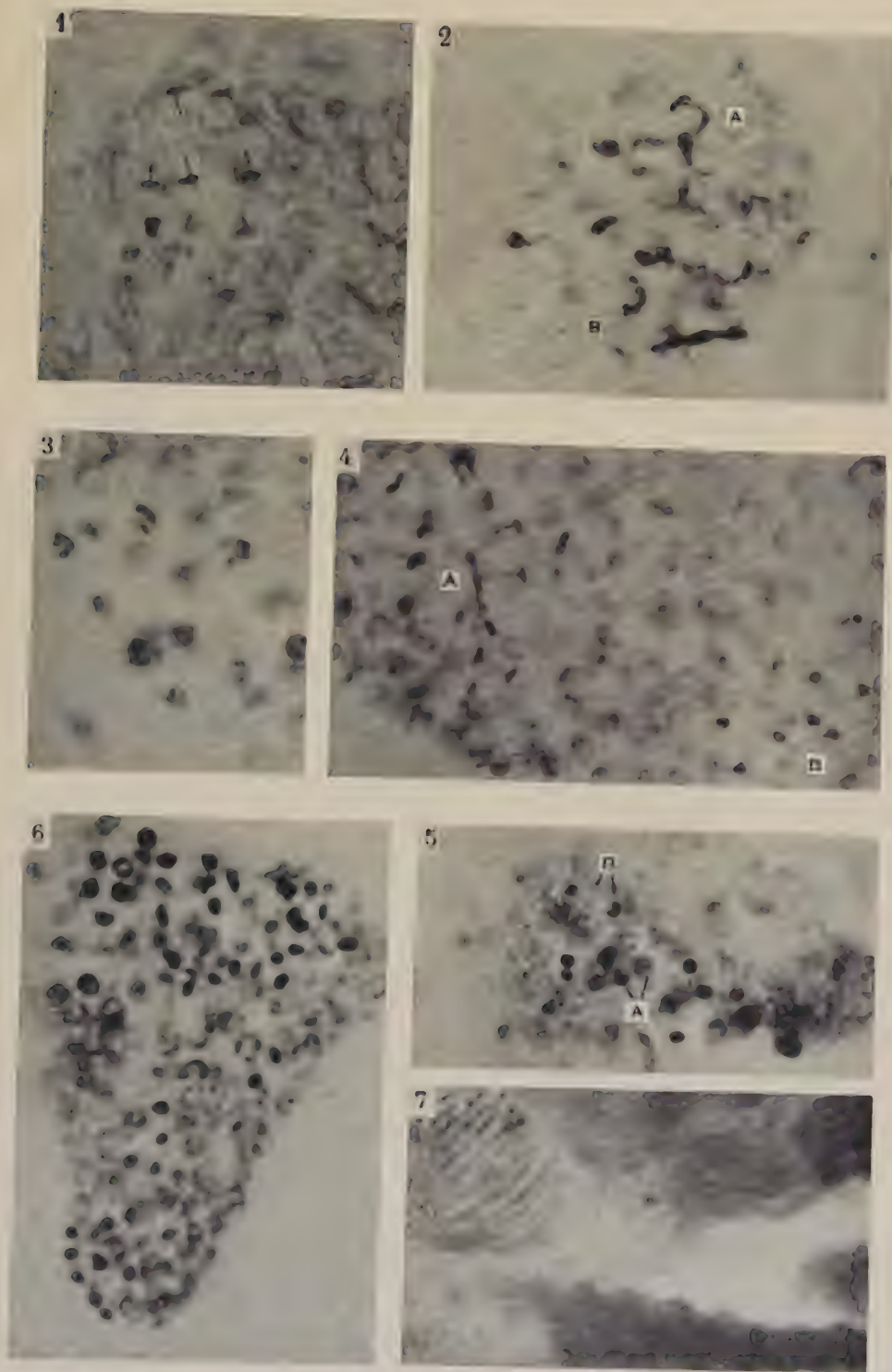
Ovogenèse d'*Heliothrips haemorrhoidalis* BOUCHÉ.

8. Extrémité d'une gaine ovarique de femelle adulte (Grossiss. = 1.600).
9. Ovocytes au cours du grand accroissement (Grossiss. = 850) :

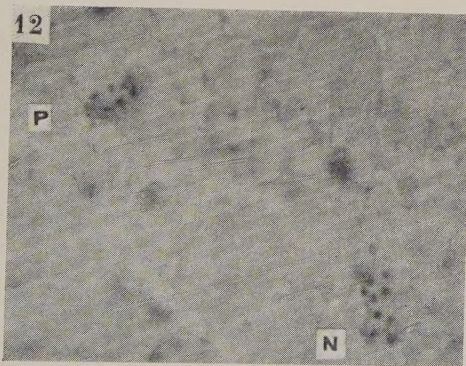
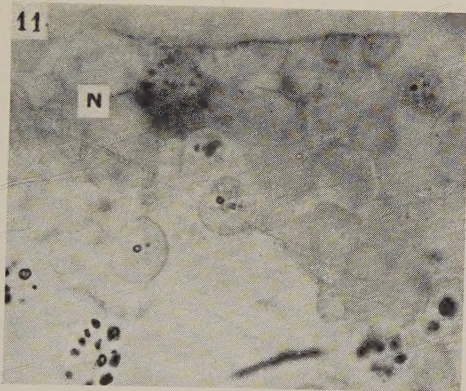
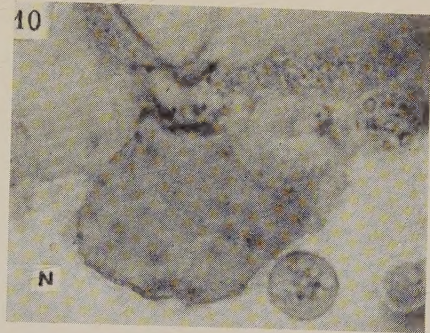
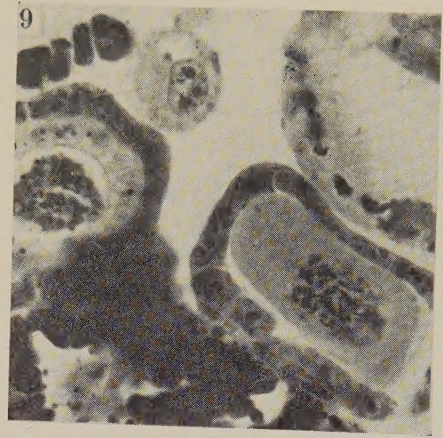
Fractionnement du nucléole.
10. Le noyau devient amiboïde et s'applique contre la paroi de l'œuf. Les fragments du nucléole disparaissent tandis que les chromosomes redeviennent Feulgen positifs (Grossiss. = 1.200).
11. Le noyau redevient sphérique, la plaque métaphasique va se former. Certains globules vitellins contiennent encore leurs formations réfringentes (Grossiss. = 1.200).
12. Première mitose de maturation (Grossiss. = 2.000).

Le 1^{er} globule polaire se plaque contre la paroi, le noyau s'enfonce dans le vitellus.
13. Deuxième mitose de maturation (Grossiss. = 2.000).

NOTA. — Toutes ces préparations ont été fixées au Flemming et colorées au Feulgen-vert lumière.



SPERMATOGENÈSE DE TOENIOTHRIPS SIMPLEX MORISON



OVOGENÈSE D'HELIOTHRIPS HAEMORRHOIDALIS BOUCHÉ

